

ARCHIVES NÉERLANDAISES  
DE  
ZOOLOGIE

RÉDIGÉES PAR

Prof. Dr. H. BOSCHMA,

Dr. H. J. VONK et Dr. H. C. BLÖTE

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE)

et Prof. Dr. A. F. HOLLEMAN

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES)

PUBLIÉES PAR LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE

(NEDERLANDSCHE DIERKUNDIGE VEREENIGING) À AMSTERDAM

ET LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES

(HOLLANDSCHE MAATSCHAPPIJ DER WETENSCHAPPEN) À HARLEM.

ORGANE OFFICIEL

DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE.

---

TOME II

---

LEIDEN

E. J. BRILL

1937

ARCHIVES NÉOLITHIQUES  
ZOOLOGIE

PAR DR. H. HOSCHKE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA VILLE DE BRESLAU

ALBUM DE LA BIBLIOTHÈQUE

DE LA VILLE DE BRESLAU

ALBUM DE LA BIBLIOTHÈQUE

DE LA VILLE DE BRESLAU

ALBUM DE LA BIBLIOTHÈQUE

DE LA VILLE DE BRESLAU

ALBUM DE LA BIBLIOTHÈQUE

DE LA VILLE DE BRESLAU

ALBUM DE LA BIBLIOTHÈQUE

DE LA VILLE DE BRESLAU

ALBUM DE LA BIBLIOTHÈQUE

DE LA VILLE DE BRESLAU

## TABLE DES MATIÈRES

---

### 1<sup>E</sup> LIVRAISON. PARUE LE 28 DÉCEMBRE 1935.

W. H. VAN DOBBEN. Über den Kiefermechanismus der Knochenfische . . . . .	p. 1
A. SCHREUDER. A note on the Carnivora of the Tegelen Clay, with some remarks on the Grisoninae . . . . .	73
F. J. GORTER. Experiments on the learning and problem solving of <i>Nycticebus tardigradus</i> L. . . . .	95
A. D. VOÛTE. <i>Cryptorrhynchus gravis</i> F. und die Ursachen seiner Massenvermehrung in Java . . . . .	112

### 2<sup>E</sup> ET 3<sup>E</sup> LIVRAISON. PARUE LE 21 DÉCEMBRE 1936.

J. A. BIERENS DE HAAN und DINA KOOYMAN. Bildung und Zerstörung von Handlungsrhythmen bei einem Schweinsaffen . . . . .	143
P. B. VAN WEEL. Vital- und Supravitalfärbung verschiedener Organe und Organsysteme von <i>Amphioxus lanceolatus</i> . . . . .	160
A. L. BUSCHKIEL. Neue Beiträge zur Kenntnis des <i>Ichthyophthirius multifiliis</i> Fouquet . . . . .	178
A. SCHREUDER. <i>Hypolagus</i> from the Tegelen Clay; with a note on recent <i>Nesolagus</i> . . . . .	225
L. D. BRONGERSMA. Some comments upon H. C. RAVEN's paper: „Wallace's line and the distribution of Indo-Australian Mammals” . . . . .	240
G. J. BROEKHUYSEN Jr. On development, growth and distribution of <i>Carcinides maenas</i> (L.) . . . . .	257

### 4<sup>E</sup> LIVRAISON. PARUE LE 30 JUIN 1937.

B. J. KRIJGSMAN. Reizphysiologische Untersuchungen an blutsaugenden Arthropoden im Zusammenhang mit ihrer Nahrungswahl. III. Teil: Versuche mit Zecken . . . . .	401
B. J. KRIJGSMAN und J. KRIJGSMAN-TIESSEN. Beobachtungen über das Benehmen eines grauen Gibbons ( <i>Hylobates leuciscus</i> ) . . . . .	414
MARIA ROOSEBOOM. Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certains insectes, avec quelques considérations générales . . . . .	432

---





TOME II

1<sup>E</sup> LIVRAISON

ARCHIVES NÉERLANDAISES  
DE  
ZOOLOGIE

RÉDIGÉES PAR

Prof. Dr. H. F. NIERSTRASZ,

Dr. H. J. VONK et Dr. H. C. BLÔTE

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE)

et Prof. Dr. A. F. HOLLEMAN

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES)

PUBLIÉES PAR LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE

(NEDERLANDSCHE DIERKUNDIGE VEREENIGING) À AMSTERDAM

ET LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES

(HOLLANDSCHE MAATSCHAPPIJ DER WETENSCHAPPEN) À HARLEM.

ORGANE OFFICIEL

DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE.

---

LEIDEN

E. J. BRILL

1935





Les colonnes des Archives Néerlandaises de Zoologie sont ouvertes aux articles concernant toutes les subdivisions de la Zoologie. Seules, les langues Allemande, Anglaise, Française et Italienne sont autorisées. Les articles envoyés à l'impression seront distinctement dactylographiés et ils auront été corrigés au préalable par une personne compétente en la langue utilisée. Les auteurs veilleront également à ce que les épreuves imprimées soient revues par la même personne compétente.

Dans le manuscrit, les noms propres seront soulignés d'un trait double (PETITES CAPITALES) et les noms latins d'animaux ou de groupements systématiques seront soulignés d'un trait simple (*cursive*). Le laboratoire où le travail a été élaboré sera indiqué en dessous du titre et du nom de l'auteur (Du laboratoire . . . à . . .). Dans la correction des épreuves, on est instamment prié de s'en tenir strictement aux signes conventionnels adoptés par la Commission Principale de Normalisation dans les Pays-Bas (Hoofdc commissie voor de Normalisatie in Nederland).

On est prié de limiter les figures à ce qui est absolument indispensable et on accordera la préférence aux clichés linéaires. Il est également recommandé de renseigner la littérature dans les listes de la manière suivante: DEF, A.B. (1937): Arch. Néerl. d. Zool. **3**, 234. Se basant là dessus on fera les renvois comme suit: „DEF (1937) a observé que . . .”.



# ÜBER DEN KIEFERMECHANISMUS DER KNOCHENFISCHE

VON

W. H. VAN DOBBEN.

AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT UTRECHT UND DER ZOOLOGISCHEN  
STATION DEN HELDER

## EINLEITUNG

In der grossen Mehrzahl der Arbeiten, die die Anatomie der Teleostei behandeln, wird der Stoff ausschliesslich systematisch oder vergleichend-anatomisch verwertet. Die Autoren beschränken sich meistens darauf, die bei jeder neu untersuchten Art wieder abweichenden Formen der Skeletteile und Organe aufs Genaueste zu beschreiben, und mit denen schon bekannter Fische zu vergleichen. Fragt man aber nach der Bedeutung, die solche stark variierenden Strukturen für ihren Träger besitzen, so bekommt man meistens keine Antwort. Sogar über die einfache Wirkung der Skelett- und Muskelteile schweigt die grosse Mehrheit der Beschreiber. Statt die Teile eines Tieres miteinander zu vergleichen und ihre Zusammenarbeit darzustellen, vergleicht man immer wieder die Teile verschiedener Tiere, in der Hoffnung, systematische Beziehungen und vergleichend-anatomische Gesichtspunkte zu entdecken. Ohne die Bedeutung solcher Bestrebungen zu unterschätzen, darf man feststellen, dass sie in eine Sackgasse führen, wenn man nur die Form, nicht aber die Funktion kennt. Genaue Beschreibungen von Muskeln z.B. haben nur Sinn, wenn man ihre Wirkung ebenso genau darstellt. Auch eine vergleichend-anatomische Auswertung dieser Muskeln ist nur interessant, wenn man weiss, welche Aufgabe sie im Organismus erfüllen; dasselbe gilt für Skeletteile.

Leider wurde dies nicht nur von älteren Anatomen, deren Auffassungen diese Einseitigkeit förderten, verkannt; auch moderne Untersucher beschreiben oft lieber Formen, statt deren Bedeutung klarzustellen. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Arbeit der Anatomen immer unter einem Verkennen der Funktionsforschung gelitten hat. Leider finden wir in physiologischen und ökologischen Arbeiten die Kehrseite desselben Übels in dem Sinne, dass wir dort oft zu wenig von der anatomischen Grundlage des Geschehens erfahren.







Es gibt aber Ausnahmen; die Abhandlungen von HOLMQVIST (1910, 1911) über die Kiefermuskulatur der Knochenfische und die Analyse der Atmungsbewegungen, von WILLEM (1926, 1931) sind Beispiele dafür. Diese Forscher zeigen uns Form und Funktion in einleuchtendem Zusammenhang, sie beschreiben sowohl Skeletteile, als auch die Wirkung der Muskeln auf diese Skeletteile: d.h. sie zeigen uns den *Mechanismus*, um schliesslich anzugeben, welche Bedeutung dieser Mechanismus für den Fisch hat.

Die vorliegende Arbeit ist entstanden mit dem Ziel, diese Methode auf die Kiefer der Teleostei anzuwenden, also auf die Elemente, die zum Greifen der Nahrung dienen.

Eine vollständige Behandlung der Nahrungsaufnahme darf der Leser aber nicht erwarten. Es wurde nur versucht, die Wirkung des Kiefermechanismus darzustellen, sowie seine Bedeutung für den Träger. Aber sogar diese bescheidene Aufgabe ist nicht vollständig gelöst. In vielen Fällen fehlte die Gelegenheit zu beobachten, wie das Tier seinen Kiefer benutzt, oder die Kenntnis der Lebensweise stellte sich als unvollständig heraus. In diesen Fällen bleibt die *Bedeutung* des Kiefermechanismus natürlich fraglich; man kann jedoch wenigstens seine Wirkung feststellen, vorausgesetzt, dass man frisches Material untersucht. Die Kiefer bilden eben einen Mechanismus; dieser wirkt, wenn man den Unterkiefer senkt, und es ist ziemlich gleichgültig, ob dies vom lebenden Tier, oder vom Untersuchenden ausgeführt wird. Auch die Wirkung der Muskeln wurde festgestellt, indem ich mit einer Pinzette an ihnen zog: eine ziemlich grobe Methode, womit man aber bei vorsichtiger Anwendung, die Qualität der Bewegung feststellen kann. Fixiertes Material ist natürlich fast wertlos; daher beschränkt sich diese Arbeit auf die Arten, die man in Holland lebendig bekommen kann.<sup>1)</sup> Diese gehören zu sehr verschiedenen Gruppen, welche in systematischer Reihenfolge (Syst. KYLE) behandelt werden. Eine Ausnahme bildet *Percia*, mit dem die Reihe eröffnet wird, weil es wünschenswert erschien, zuerst eine gut bekannte, ziemlich differenzierte Art etwas ausführlicher zu beschreiben. Diese grössere Vollständigkeit besteht darin, das ausser dem Kiefermechanismus auch die Bewegungen der übrigen Teile des Visceralskeletts beschrieben worden sind, die gleichzeitig und

<sup>1)</sup> Mit Ausnahme von zwei tropischen Formen, *Epibulus* und *Pseudoscarus*.

in Zusammenhang mit den Kiefern funktionieren. Auch die Bedeutung *dieser* Bewegungen für Atmung und Nahrungsaufnahme ist oberflächlich angedeutet, um annähernd anzugeben, welche Stellung der Kiefermechanismus in dieser Gesamtheit einnimmt. *Perca* wurde gewählt, weil ihre Beschreibung, wenigstens im Prinzip, für viele andere Arten zutrifft. Wo ein grosser Unterschied auffiel (z.B. *Lophius*), wird dies ausdrücklich angegeben.

PERCA FLUVIATILIS L. (Abb. 1-12).

Das Öffnen und Schliessen des Mundes.

Das Öffnen des Mundes geschieht bei *Perca*, wie bei allen Knochenfischen, durch Vermittelung des Interoperculum (*Iop* Abb. 1b). Das Interoperculum ist vorne durch ein Ligamentum

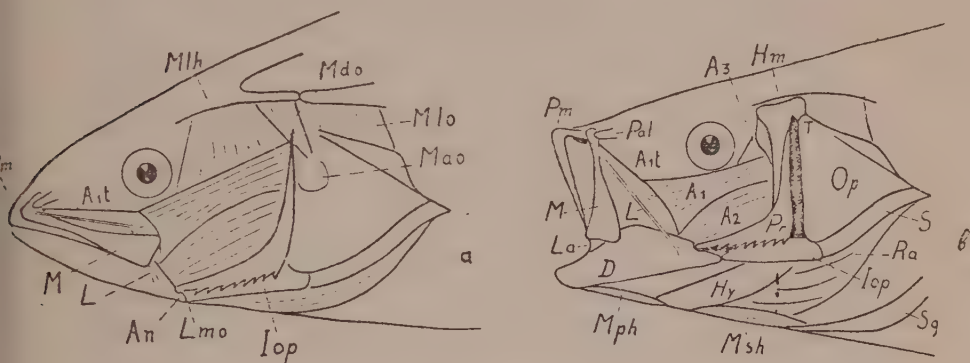


Abb. 1. *Perca fluviatilis* L., (a) mit geschlossenem, (b) mit weit geöffnetem Mund.

- |  |   |
|--|---|
| <i>An</i> = Angularis.   | <i>Lmo</i> = Ligamentum mandibulo-operculare.   |
| <i>A1</i> = Oberflächliche Schicht des Musculus adductor mandibulae. | <i>Mao</i> = Insertionsstelle des Musculus adductor operculi an der Innenseite des Operculum. |
| <i>A1t</i> = Sehne von dieser Schicht zum Maxillare.                 | <i>Mdo</i> = Musculus dilatator operculi.   |
| <i>A2</i> = Mittlere Schicht des Musculus adductor mandibulae.       | <i>Mlo</i> = Musculus levator operculi.   |
| <i>A3</i> = Tiefste Schicht des Musculus adductor mandibulae.        | <i>Mlh</i> = Musculus levator hyomandibularis.  |
| <i>D</i> = Dentale.  | <i>Mph</i> = Musculus protractor hyoidei.   |
| <i>Hm</i> = Hyomandibulare.  | <i>Msh</i> = Musculus sterno-hyoideus.  |
| <i>Hy</i> = Hyale.   | <i>M</i> = Maxillare.   |
| <i>Iop</i> = Interoperculum.   | <i>O</i> = Operculum.   |
| <i>L</i> = Ligamentum maxillo-mandibulare posterius.                 | <i>Pal</i> = Palatinum.   |
| <i>La</i> = Ligamentum maxillo-mandibulare anterius.                 | <i>Pm</i> = Praemaxillare.  |
|  | <i>Pr</i> = Praeoperculum.  |
|  | <i>Ra</i> = Radii branchiostegi.  |
|  | <i>S</i> = Suboperculum.  |
|  | <i>Sg</i> = Schultergürtel.   |

mandibulo-operculare (*Lmo*, Abb. 1a) mit dem hinter dem Kiefergelenk liegenden Teil des Unterkiefers (*Angulus mandibulae* = *Angulare*; *An*, Abb. 1a) verbunden. Wenn das Interoperculum nach hinten bewegt wird und den *Angulus mandibulae* zurückzieht, senkt sich der vor dem Kiefergelenk liegende Teil des Unterkiefers; der Mund wird also geöffnet (Abb. 1, a-b). Dieser Mechanismus wurde von HOLMGVIST (1910) bei *Gadus* entdeckt. Er zeigte in seiner vorbildlichen, aber noch zu wenig bekannten Arbeit, dass das Interoperculum den Unterkiefer senkt, und nicht der im Mundboden liegende *Musculus*

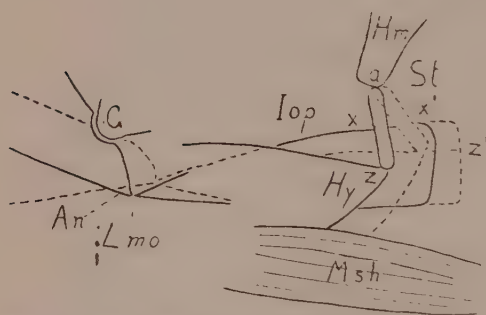


Abb. 2. *Perca fluviatilis* L. Die Lage des Interoperculum, von mediad gesehen, vor (—) und nach (---) der Kontraktion des *Musc. sternohyoideus*. Das Hyale führt durch Vermittlung des Stylhyale das Interoperculum mit; die caudale Bewegung des Interoperculum senkt den Unterkiefer. *G* = Kiefergelenk. *St* = Stylhyale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

*protractor hyoidei* (*Mph*, Abb. 1b). Das Interoperculum wird dabei auf die folgende Art und Weise caudad gezogen:

Das Hyale (Zungenbogen; *Hy* Abb. 1b und 2) ist durch das Stylhyale (*St*, Abb. 2) mit dem Hyomandibulare (*Hm*, Abb. 1b und 2) beweglich verbunden. Zusammen bilden diese drei Skeletteile den auf den Kieferbogen folgenden Visceralbogen (vergl. Abb. 3a). Die Verbindungsstellen, über und

unter dem Stylhyale werden von Gelenken gebildet. Auch gelenkt das Stylhyale etwa in der Mitte mit dem Interoperculum (bei *x*, Abb. 2). Öffnet der Fisch den Mund, so zieht er mit dem *Musc. sternohyoideus* (*Msh*, Abb. 1b und 2) das Hyale ventrad und caudad. Diese Bewegung verursacht ein Zurückdrehen des Stylhyale (Abb. 2). Dabei führt es das Interoperculum mit, das jetzt einen Zug auf den Unterkiefer ausübt und ihn dadurch senkt. Der *Musc. protractor hyoidei* (*Mph*, Abb. 1b), der Hyale und Unterkiefer verbindet und zu unrecht fast überall für den Mundöffner gilt, beteiligt sich hierbei nicht; er wird gedehnt, und zieht später beim Schliessen des Mundes das Hyale wieder



zurück, dorsad und rostrad.<sup>1)</sup> Ich mache schon jetzt darauf aufmerksam, dass das Hyale (= der Mundboden) beim Öffnen des Mundes gesenkt, der Raum der Mundhöhle also vergrößert wird. Beim Schliessen des Mundes wird das Hyale dagegen gehoben, der Inhalt der Mundhöhle also verkleinert (WILLEM, 1926).

Ausser der Wirkung des Hyale besteht eine zweite Bewegung, die das Interoperculum zurückziehen, den Mund also öffnen kann. Der Kiemendeckel (*Op*, Abb. 1) übt nämlich einen Zug auf das Interoperculum aus, wenn er von den MM. dilatator und levator operculi (*Mdo*, *Mlo*, Abb. 1a) gehoben wird. Der Musc. dilatator operculi abduziert den Kiemendeckel, der Musc. levator operculi hebt ihn, zieht ihn dorsad.<sup>2)</sup> Dabei dreht sich der Kiemendeckel um sein Gelenk (*T*, Abb. 1b) mit dem Hyomandibulare. Besonders die hebende Wirkung des Musc. levator operculi wird vom Operculum auf das Interoperculum übertragen; dies wird dabei caudad gezogen und senkt so den Unterkiefer (HOLMQVIST, 1910).

Der Mund kann also von zwei verschiedenen Muskelgruppen

---

<sup>1)</sup> Die älteren Anatomen hielten den Musc. protractor hyoidei (Abb. 1b, *Mph*) einstimmig für den Öffner des Mundes. CUVIER nannte ihn Musc. geniohyoideus, nach einem Muskel der Tetrapoden, der gleiche Gestalt und Lagebeziehungen aufweist, aber eine ganz andere Funktion hat, weil er dort wirklich den Unterkiefer senkt. Um das Missverständnis zu beseitigen, schlug HOLMQVIST den Namen *protractor hyoidei* vor. Man muss aber beim Durchlesen der neueren Literatur feststellen, dass der alte Fehler trotzdem immer wiederholt wird; es gibt sogar Autoren, die die Arbeit von HOLMQVIST ihrem Literaturverzeichnis nach gelesen haben, und dennoch ohne Begründung den Musc. protractor hyoidei (= geniohyoideus) als Depressor des Unterkiefers bezeichnen.

Wir lesen z.B. bei LUBOSCH (1917, S. 304) . . . „die Depressoren des Unterkiefers. Diese, den Mundboden bildenden Muskeln . . . , die sich vom Zungenbeinapparat (Hyale) zur Symphyse des Unterkiefers erstrecken, bewirken, indem sie den Mundboden abflachen, zugleich auch die Öffnungsbewegung im Kiefergelenk“.

THILO (1920) sagt vom Karpfen: „Geöffnet wird das Maul durch zwei Muskeln, von denen jederseits einer vom untern Ende des Schultergürtels entspringt, und sich an das Kinn setzt (Musculus coraco-mandibularis).“

Ein solcher Muskel besteht aber gar nicht!

Ähnliche falsche Vorstellungen finden wir bei FIEBINGER (1931) und EDGEWORTH (1931).

<sup>2)</sup> Beim Schliessen des Mundes wird das Operculum vom Musc. adductor operculi (*Mao*, Abb. 1a) adduziert. Dieser verläuft von der Innenseite des Operculum zum Neurocranium.

geöffnet werden; in Wirklichkeit wird der Unterkiefer durch die Zusammenarbeit beider gesenkt. Zwischen der Wirkung des *Musc. sterno-hyoideus* und der *MM. dilatator* und *levator operculi* besteht ein besonderer Zusammenhang, weil sie auf dasselbe System einwirken. Wird nämlich nur das Hyale vom *Musc. sterno-hyoideus* zurückgezogen, so drückt das Interoperculum den Kiemendeckel dorsad und laterad; und wenn nur die Opercularmuskeln den Kiemendeckel heben, ziehen sie mit Hilfe des Interoperculum auch das Hyale nach hinten.

Also: *Musc. sterno-hyoideus* und Opercularmuskeln haben eine gleiche Wirkung auf das System, wenn sie auch an sehr verschiedenen Teilen desselben angreifen. Die Bewegung ist also doppelt gesichert.

Wie genau die Verhältnisse in diesem System aufeinander abgestimmt sein müssen, zeigt sich im folgenden Beispiel: (Abb. 2).

Wird das Hyale zurückgezogen, so dreht das Stylhyale um  $a$ , und  $z$  bewegt sich nach  $z'$ . Der Verbindungspunkt mit dem Interoperculum,  $x$ , bewegt sich nach  $x'$ . Der Weg  $z-z'$  ist länger als  $x-x'$ , der Letzte ist aber ausschlaggebend dafür, in welchem Maasse das Interoperculum caudad gezogen wird. Die Entfernung  $x-x'$ , also auch die Bewegung des Interoperculum wird grösser, je weiter  $x$  von  $a$  entfernt ist.

Die Auswirkung des Zuges, den das Interoperculum auf den Unterkiefer ausübt, hängt aber ab von der Entfernung zwischen dem Verbindungspunkt  $Lmo$  (Abb. 2) und dem Kiefergelenk  $G$ . Ist diese Entfernung klein, so genügt schon eine geringe caudale Bewegung des Interoperculum, um den Unterkiefer weit zu senken. In diesem Falle muss also auch  $x-x'$  klein sein, und darum die Entfernung  $a-x$  gering. Liegt  $Lmo$  jedoch weit vom Kiefergelenk entfernt (z.B. *Gadus*, S. 33) so muss, um den Unterkiefer erheblich senken zu können, das Interoperculum weit nach hinten gezogen werden, der Abstand  $x-x'$  muss gross sein, und infolgedessen die Entfernung  $a-x$  ebenfalls,  $x$  kann sogar an der gleichen Stelle liegen wie  $z$ . In diesem Fall ist das Interoperculum direkt mit dem Hyale verbunden und folgt dessen Bewegungen im gleichen Maasse, während z.B. im Fall von Abb. 2 eine Verschiebung des Hyale um die Strecke  $n$ , das Interoperculum nur um etwa  $\frac{1}{2}n$  verschiebt. Die Weise, worauf das Stylhyale mit dem Interoperculum verbunden ist, muss also genau auf die Entfernung des Verbindungspunktes  $Lmo$  vom Kiefergelenk abgestimmt sein. Diese Entfernung ist bei *Gadus* dementsprechend grösser als bei *Perca*.

Der *Musculus sterno-hyoideus* (Abb. 1b und 2, *Msh*) verbindet das Hyale mit dem Schultergürtel (*Sg*). Er bewegt das Hyale beim Mundöffnen caudad und wird dabei dadurch erheblich unterstützt, dass die hypaxonische Körpermuskulatur den Schultergürtel beim Öffnen des Mundes caudad zieht, wie man das bei jedem lebendigen Fisch leicht beobachten kann. Gleich-

zeitig dreht die *epaxonische* Körpermuskulatur das Neurocranium etwas nach oben und hebt dadurch den Oberkiefer. Der *Musc. protractor hyoidei* (Abb. 1b, *Mph*) ist, wie schon gesagt, am Mundöffnen nicht aktiv beteiligt. Wird aber das Hyale so weit ventrad und caudad gezogen, dass dieser Muskel ganz gedehnt ist, so überträgt er einen direkten Zug vom Hyale auf die Spitze des Unterkiefers. Dieses Moment spielt also nur eine Rolle bei maximalem Öffnen des Mundes. Zieht man bei einem frisch getöteten Fisch das Hyale caudad, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass dieser Zug auf die oben beschriebene Weise ein Senken des Unterkiefers (bewirkt dies wiecs HOLMQUIST auch experimentell nach); aber ausserdem sehen wir, dass diese Bewegung noch verschiedene andere Folgen hat: Maxillare und Praemaxillare werden plötzlich nach vorne gestülpt, (Abb. 1 a-b) und der ganze Komplex (Hyomandibulare, Quadratum, Palatinum), der die Mundhöhle seitlich begrenzt, dreht sich latero-dorsad, wobei die zwei Kiefergelenke sich voneinander entfernen. Wir fassen zunächst die letzte Erscheinung ins Auge.

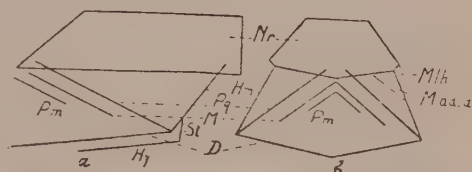


Abb. 3. *Perca fluviatilis* L. Schematische Darstellung des Kieferskeletts, (a) von der Seite, (b) von vorn gesehen. *Pq* = Palatoquadratum. *M ad. a* = Musculus adductor arcus palatini. *Nr* = Neurocranium. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1 und 2.

Der genannte Komplex – wir werden ihn mit „Buccal-Komplex“ bezeichnen – ist vorn durch das Palatinum, hinten durch das Hyomandibulare mit dem Neurocranium gelenkig verbunden. Die Gelenke lassen zu, dass der ganze Komplex latero-dorsad gedreht wird. Es handelt sich um den sogenannten hyostylen Zustand; das Kiefergelenk ist mit Hilfe des Hyomandibulare am Neurocranium aufgehängt (vergl. Abb. 3, auch 12). Bei dieser lateralen Bewegung des Buccal-Komplexes wird der ganze Kiemendeckel mitgeführt. Alle selbständigen lateralen Bewegungen des Operculum sind superponiert. Die latero-dorsale Bewegung des Buccal-Komplexes wird, ebenso wie das Senken des Unterkiefers, von zwei verschiedenen Muskeln beherrscht. Erstens der *Musc. levator hyomandibularis et arcus palatini* (Abb. 1a und 3, *Mlh*), der den Komplex beim Mund-

öffnen direkt seitwärts aufhebt. (Der *Musc. adductor arcus palatini* (Abb. 3, *Mad. a*), sein Antagonist, dreht den Buccal-Komplex beim Schliessen des Mundes wieder zurück). Zweitens abduziert, wie oben bemerkt wurde, das Hyale beim Mundöffnen unter Einwirkung des *Musc. sterno-hyoideus* den Buccal-Komplex, und zwar folgendermassen:

Abb. 4 stellt den Mundboden in ventraler Ansicht dar. Bei *K* sind die Unterkieferhälften gelenkig verbunden. Die Hyalia sind vorne beweglich mit dem Glossohyale (*Gl.*) verbunden. Der *Musc. sterno-hyoideus* zieht die Copulae und das Glossohyale

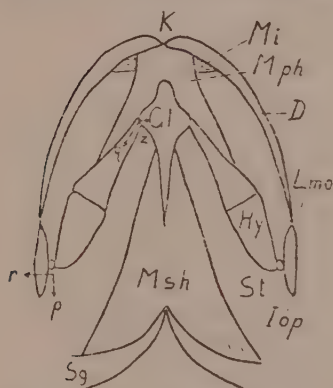


Abb. 4. *Perca fluviatilis* L. Ventrale Ansicht des Mundbodens, halbschematisch. *Mi* = Musculus intermandibularis. *Gl.* = Glossohyale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1. Erklärung im Text.

beim Mundöffnen caudad. Halten wir uns zunächst an das linke Hyale, so ergibt sich, dass der hierauf ausgeübte Druck zerlegt wird in zwei Faktoren: eine Kraft *q*, in der Längsrichtung des Hyale, und eine Kraft *z*, die einen Druck auf das Glossohyale ausübt, der durch den entsprechenden Druck des rechten Hyale aufgehoben wird. Es ergibt sich also eine Kraft, die, ausgeübt von den beiden Hyalia in ihrer Längsrichtung, caudad auf Stylhyale und Interoperculum einwirkt. Das Interoperculum kann in zwei Richtungen nachgeben: es kann nach hinten gleiten (*p*), wobei sich bekanntlich der Unterkiefer senkt, aber es kann auch mit dem Buccal-Komplex

laterad ausweichen (*r*). Normalerweise finden beide Bewegungen statt, wenn nicht eine von ihnen verhindert wird. Das Zurückziehen des Hyale durch den *Musc. sterno-hyoideus* hat also, abgesehen vom Senken der Unterkiefer, auch die Abduktion des Buccal-Komplexes zu Folge.

Zieht, umgekehrt, der *Musc. protractor hyoidei* das Hyale beim Schliessen des Mundes wieder nach vorn, so werden hierdurch auch Interoperculum und Buccal-Komplex wieder an den Körper herangezogen. Hyale und Buccal-Komplex werden also durch den *Musc. protractor hyoidei* und den *Musc. adductor arcus palatini* in den Ruhestand zurückgeführt. Die wichtigste



Rolle beim Schliessen des Mundes spielt aber der *Musc. adductor mandibulae*, der den Unterkiefer hebt. Dieser Muskel besteht bei *Perca* (Abb. 1b) aus drei Schichten; die oberflächliche Partie  $A_1$ <sup>1)</sup> inseriert am Unterkiefer und am Maxillare (ihre Wirkung auf das Maxillare wird später erörtert), die tieferen Schichten  $A_2$ ,  $A_3$  verlaufen vom Praeoperculum, Hyomandibulare, Metapterygoid und Quadratum direkt zum Unterkiefer. Alle drei Partien heben den Unterkiefer. Dabei wird aber mit Hilfe des Ligamentum mandibulo-operculare (Abb. 1a, *Lmo*) auch das Interoperculum orad geführt. Letzteres führt wieder Stylhyale und Hyale nach vorne, auch senkt und adduziert es das Operculum. Die Bedeutung dieser Bewegungen für Atmung und Nahrungsaufnahme werde ich später besprechen.

Fassen wir jetzt die Wirkungen der besprochenen Muskeln auf die Kiefer und den Buccal-Komplex einmal zusammen, so ergibt sich:

1. Wirkung der Muskeln beim Öffnen des Mundes (Abb. 1).

*Musculus sterno-hyoideus*: Zieht das Hyale caudad, senkt Mundboden und Unterkiefer, hebt den Buccal-Komplex, sowie den Kiemendeckel dorso-laterad.

*Musculus levator operculi*: Hebt den Kiemendeckel dorsad, zieht Interoperculum und Hyale caudad, senkt den Unterkiefer.

*Musculus dilatator operculi*: Hebt den Kiemendeckel laterad.

*Musculus levator hyomandibularis et arcus palatini*: Hebt den Buccal-Komplex dorso-laterad.

Es zeigt sich, dass das Senken des Unterkiefers, das Heben des Kiemendeckels, das Abspreizen von Buccal-Komplex und Kiemendeckel, und das Zurückziehen des Hyale doppelt gesichert sind, die Wirkungen verschiedener Muskeln sind stark miteinander verknüpft.

2. Wirkung der Muskeln beim Schliessen des Mundes.

*Musculus adductor mandibulae*. Hebt den Unterkiefer, zieht dabei Interoperculum und Hyale orad, senkt den Kiemendeckel.

*Musculus protractor hyoidei*. Hebt das Hyale (also den Mundboden), zieht es auch orad, und bewegt dabei den Buccal-Komplex und den Kiemendeckel medio-ventrad.

*Musculus adductor operculi*. Zieht den Kiemendeckel mediad.

*Musculus adductor hyomandibularis et arcus palatini*. (Abb. 3, *Mad. a*). Zieht den Buccal-Komplex mediad.

1) Die hier benutzte Nomenklatur wurde von VETTER (1878) eingeführt.



*Musculus intermandibularis* (Abb. 4, *Mi*). Bewegt die Unterkieferhälften, und also auch den Buccal-Komplex, mediad.

Das Heranziehen von Buccal-Komplex und Kiemendeckel an den Körper ist beim Schliessen des Mundes doppelt gesichert, nicht aber das Heben von Unterkiefer und Hyale.

### Der Maxillar-Mechanismus.

Nicht nur die Elemente von Kiefer- und Zungenbogen führen beim Öffnen des Mundes Bewegungen aus, auch die prae-orale Kieforteile beteiligen sich daran. Die Lage von Maxillare und Praemaxillare ist in Abb. 1 und 5 dargestellt. Die zwei Praemaxillaria sind median fest miteinander verbunden, ihre

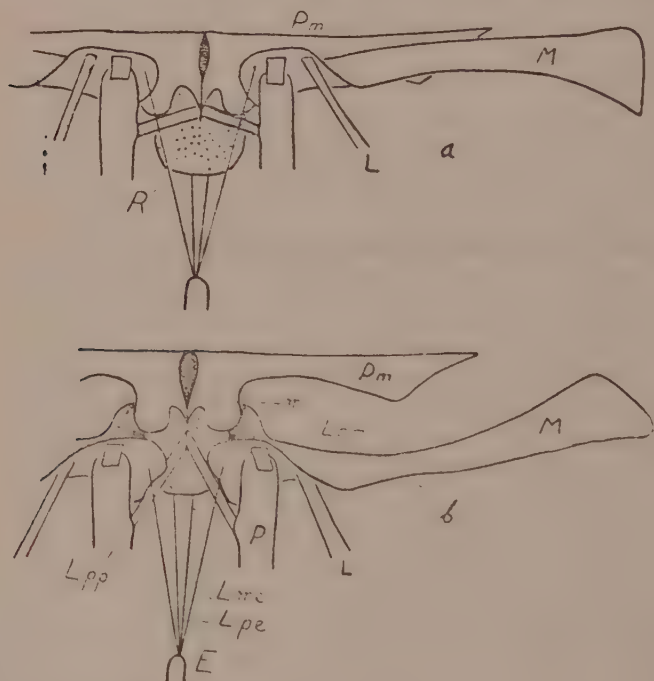


Abb. 5. *Perca fluviatilis* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparates, *a*) in Ruhelage, *b*) mit ausgestulptem Praemaxillare. *R* = Rostrale. *E* = Mesethmoid (Neurocranium). *m* = medianer Fortsatz des Praemaxillare. *Lpm* = Ligamentum palato-maxillare. *Lme* = Ligamentum maxillo-ethmoidale. *Lpe* = Ligamentum praemaxillo-ethmoidale. *L* = Ligamentum maxillo-mandibulare posterius. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

medianen Fortsätze (Abb. 5b, *m*) sind zusammen in das knorpelige Rostrale (Abb. 5a, *R*) eingebettet und ruhen auf dem vorderen, knorpeligen Teil des Neurocranium (Mesethmoid). Das Rostrale und die medianen Fortsätze der Praemaxillaria trennen die beiden Maxillaria und werden von ihnen links und rechts gabelförmig umfaßt (Abb. 5 und 6). Beim Öffnen des Mundes tritt in diesem Maxillar-Apparat ein sehr verwickelter Mechanismus in Wirksamkeit. Das Resultat ist, dass sich das Maxillare dreht und das Praemaxillare nach vorne gestülpt wird (Abb. 1 a-b). Das Drehen des Maxillare kommt folgendermassen zustande:

Ein Sehnenbündel *L* (Abb. 1) verläuft von der Aussenseite des Unterkiefers (vom Articulare) hinauf zum Maxillare und inseriert hier oben auf dessen etwa horizontal liegendem, medianem Teil (Abb. 6, *x*). Beim Senken des Unterkiefers wird also diese Insertionsstelle *x* caudad und ventrad gezogen (in Abb. 6 bewegt sich *x* also unter die Ebene der Abb.). Dabei dreht sich der mediane, horizontale Teil des Maxillare um seine Längsachse, und der laterale Teil des Maxillare bewegt sich nach vorn (in Abb. 6: über der Ebene der Abb.). Der obere Gabelzahn des Maxillare dreht

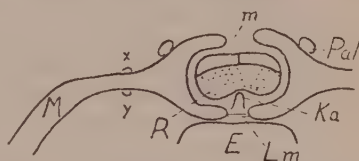


Abb. 6. *Perca fluviatilis* L. Schematischer Querschnitt durch den Maxillarapparat. *Ka* = Kamm des Mesethmoid. *Lm* = Ligamentum maxillare. *x* = Insertionsstelle des Lig. maxillo-mandibulare posterius. *y* = Insertionsstelle der Sehne *A*<sub>1</sub> (Abb. 1). Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

sich nach hinten, der untere nach vorne (sie drücken dabei das Praemaxillare rostrad, wie wir später sehen werden). Man kann sich von diesem Vorgang leicht überzeugen, wenn man bei einem frisch getöteten Fisch (statt *Perca* kann auch *Cottus* benutzt werden) alle Verbindungen zwischen Unterkiefer und Maxillare fortnimmt, ohne jedoch das Bündel *L* zu verletzen. Dann sieht man, wie sich das Maxillare beim Senken des Unterkiefers, d.h. wenn *L* gespannt wird, dreht, und das Praemaxillare sich orad bewegt. Durchschneidet man *L*, so bleibt die Bewegung des Maxillarapparates beim Senken des Unterkiefers aus.

Das Sehnenbündel *L* wurde von BROOKS (1885) *Ligamentum maxillo-mandibulare posterius* genannt. Seine Beschreibung bezieht sich aber auf *Gadus*. Das Ligamentum maxillo-mandibulare

anterius (Abb. 1b, La) verbindet das laterale Ende des Maxillare mit dem Processus coronoideus des Unterkiefers. Auch dieses Band spielt eine Rolle bei den Kieferbewegungen. Es unterstützt die Wirkung des Lig. max.-mand. posterius beim Öffnen des Mundes dadurch, dass es den lateralen Teil des Maxillare rostrad zieht (weil sich dann der Processus coron. orad bewegt); beim Schliessen des Mundes zieht es diesen Teil des Maxillare wieder in die Mund-ecke zurück.

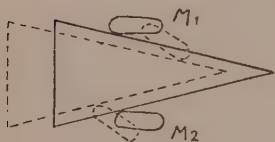


Abb. 7. *Perca fluviatilis* L. Schematische Darstellung des ausstülpenden Druckes, den die Maxillaria ausüben auf den, von den medianen Fortsätzen der Praemaxillaria und dem Rostrale gebildeten Kegel. Seitliche Ansicht.  $M_1$  = oberer,  $M_2$  = unterer Gabelzahn des Maxillare (—) vor dem Drehen, (- - -) nach dem Drehen des Maxillare.

Oben wurde schon gesagt, dass bei der drehenden Bewegung des Maxillare eine Ausstülpung des Praemaxillare auftritt. Die medianen Fortsätze der Praemaxillaria bilden, zusammen mit dem Rostrale, einen glatten Kegel, der seitlich von den Gabeln der Maxillaria umfasst wird. Dieser Kegel kann nur rostrad gleiten, weil das Rostrale unten eine Längsgrube trägt, die auf einen medianen Kamm des Mesethmoid (also, des Neurocranium) passt (Abb. 6).

Wenn sich die Maxillaria beim Senken des Unterkiefers um ihre Längsachsen drehen und die Gabelzähne unten und oben einen Druck auf den Kegel ausüben, wird dieser nach vorne gepresst: die Praemaxillaria werden dann ausgestülpt (Abb. 5, a-b, Abb. 7). Wir können diese Wirkung z.B. vergleichen mit der Bewegung eines Eiszapfen, den man zwischen zwei Fingern drückt und der sich dann in der Richtung seiner Längsachse bewegt. Das Schema von Abb. 7 entspricht der Wirklichkeit natürlich nur in sehr groben Zügen. Tatsächlich sieht ein solcher Längsschnitt aus wie Abb. 8.

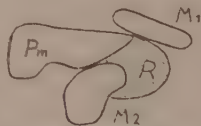


Abb. 8. Wirkliche Form der in Abb. 7 schematisch dargestellten Teile.

Die Drehung des Maxillare beim Öffnen des Mundes ist nicht das einzig wirksame Moment beim Vorstülpen des Praemaxillare. Auch die sehr geringe Senkung des ganzen Maxillarapparates, der beim Senken des Unterkiefers von den beiden Lig. max.-mand. ventrad gezogen wird, verursacht ein Ausstülpen der Praemaxillaria. Abb. 9 zeigt, dass eine solche Senkung nur mög-

lich ist, wenn das Rostrale (also auch die Praemaxillaria) über den schräg ablaufenden, medianen Kamm des Mesethmoid nach vorn gleitet. Dieser Gesichtspunkt spielt bei *Perca* nur eine untergeordnete Rolle, anderswo (z.B. *Heterosomata*) ist er sehr wichtig. Diese Senkung muss von den Bändern, die den Maxillarapparat mit dem Palatinum und dem Neurocranium verbinden, gestattet werden. Soweit diese Ligamente am Praemaxillare ansetzen (Abb. 5), sind sie sehr dehnbar (sie lassen sogar die starke, rostrade Bewegung beim Austülpfen zu); soweit sie am Maxillare ansetzen, sind sie nur sehr wenig dehnbar, gestatten aber eine geringe Senkung des Maxillarapparates.

Es gibt noch ein drittes Moment, das beim Ausstülpfen des Praemaxillare während des Öffnen des Mundes wirksam ist, nämlich das Abspreizen des Buccal-Komplexes. Die Ursache davon ist, dass bei dieser Bewegung auch die lateralen Enden der Maxillaria seitlich gehoben werden. Weil die unteren Gabelzähne der Maxillaria durch ein undehnbares Band (Abb. 6, *Lm*; wir können es *Ligamentum maxillare* nennen) miteinander verbunden sind, nähern sich die oberen Gabelzähne bei dieser Hebung: der Raum zwischen den Gabeln wird verringert und der „Kegel“ der Praemaxillaria wird nach vorn gepresst. Diese Wirkung ist bei *Perca* weniger wichtig, sie spielt jedoch bei *Zeus faber* (S. 58) die Hauptrolle.

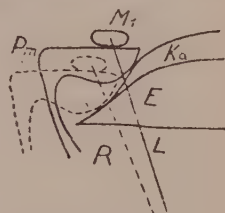


Abb. 9. *Perca fluviatilis* L. Schema eines Median-schnittes durch Praemaxillare, Rostrale und Mesethmoid (*E*).  $K_a$  = Kamm des Mesethmoid.  $M_1$  = oberer Gabelzahn des Maxillare. (—) vor, (---) nach der caudalen Bewegung des Maxillarapparates. Weitere Erklärung im Text.

Es sei hervorgehoben, das die besprochenen drei Momente, die, wenn man sie experimentell isoliert, jedes für sich ein Vorstülpfen des Praemaxillare verursachen können, in Wirklichkeit gleichzeitig auftreten und diesen Effekt gemeinsam hervorrufen.

Jetzt kommen wir zur Frage, wie das Maxillare beim Schliessen des Mundes wieder zurückgedreht und die Vorstülpung des Praemaxillare wieder aufgehoben wird. An der Unterseite des medianen, horizontalen Teiles des Maxillare (Abb. 6,  $y$ ) inseriert eine Sehne  $A_1t$ , die mit dem oberflächlichen Teil  $A_1$  des Musc. adductor mandibulae (Abb. 1) in Verbindung steht. Diese Sehne dreht beim Schliessen des Mundes den horizontalen



Teil des Maxillare im entgegengesetzten Sinn als das Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (*L*); das Maxillare dreht sich hierbei also wieder zurück. Weiter unten werden wir sehen, dass dabei auch die Ausstülpung des Praemaxillare aufgehoben wird. Die Sehne  $A_1t$  (Abb. 1b) inseriert auch am Unterkiefer; sie hat eine doppelte Wirkung: das Zurückdrehen des Maxillare, und das Heben des Unterkiefers. Die Kraft, die von der Muskelpartie  $A_1$  auf sie ausgeübt wird, zerfällt daher in zwei Komponenten: das Resultat ist, dass, während der Drehung des Maxillare nach hinten, der Unterkiefer gehoben wird.

Die Muskelfasern des  $A_1$  sind nicht nach einem der bewegten Elemente gerichtet, sondern verlaufen ungefähr horizontal.

Wir haben jetzt zwei Sehnen erwähnt, die Unterkiefer und Maxillare verbinden, 1: das Ligamentum maxillo-mandibulare posterius, das bei beiden Skeletteilen an der Aussenseite inseriert, beim Öffnen des Mundes das Maxillare nach vorne dreht und das Praemaxillare ausstülpt. 2: Die Sehne  $A_1t$  des Musc. adductor mandibulae, die an den Innenseiten inseriert und beim Schliessen des Mundes das Maxillare zurückdreht (und, wie wir sehen werden, die Ausstülpung des Praemaxillare aufhebt).

Diese zwei Bänder werden in der mir bekannten Literatur immer miteinander verwechselt, wahrscheinlich weil man ihre antagonistische Wirkung nicht kannte. Das ist um so begreiflicher, weil sie bei den meisten Fischarten nicht getrennt vorkommen, bei *Gadus* z.B. (S. 37) werden wir eine Sehne vorfinden, die ungefähr die Eigenschaften beider in sich vereinigt.

Sogar bei *Perca* laufen einige kleinen Sehnenfasern von  $A_1$  zu *L* (Abb. 1); *L* wird daher beim Schliessen des Mundes auch von  $A_1$  nach hinten gezogen; dabei übt es, wie beim Öffnen des Mundes, einen Zug auf das Maxillare aus, der aber in diesem Moment weit übertroffen wird durch die Wirkung von  $A_1t$ .

VETTER (1878) erwähnt in seiner bekannten Beschreibung der Kiefermuskulatur von *Perca* das Ligamentum maxillo-mandibulare posterius gar nicht. Es gehört wahrscheinlich auch nicht zur Muskulatur, „es erscheint vielmehr wie eine Verdichtung der in der zwischen den Kiefern gespannten Bindehaut laufenden Faserstriche“ (HOLMQUIST, 1910), aber man dürfte trotzdem eine Bemerkung über ein so direkt mit dem Musculus adductor mandibulae zusammenhängendes Element erwarten. Er hat die Lage von  $A_1$  jedoch in Abb. 13 (Taf. XIV) abgebildet. Über die Befestigung von  $A_1$  am Maxillare sagt VETTER: „ein nach vorn verlaufender, starker



Sehnenstrang, welcher sich nahe dem Vorderende des Maxillare an dessen Innenseite befestigt, dicht unter und hinter seinem Drehpunkt um das Palatinum."

Die Zeichnung stimmt hiermit aber nicht überein. Dort ist die Sehne  $A_1t$  an der Aussenseite, oben an dem Maxillare befestigt, eben an der Stelle, wo in Wirklichkeit das Lig. maxillo-mandibulare sitzt. Ich glaube, das hier eine Verwechslung vorliegt. Die Wirkung der Sehne  $A_1t$  wird von VETTER folgendermassen angedeutet: „Die Function . . . kann nur darin bestehen, gleichzeitig mit der Hebung des Unterkiefers das Maxillare und mit diesem das Praemaxillare an ihren vorderen Enden nach hinten und etwas nach unten zu ziehen."

Diese Angabe ist aber auch nicht vollkommen richtig, oder, besser gesagt, sie gibt Anlass zu unrichtigen Vorstellungen. Das Maxillare wird nicht an seinem vorderen Ende nach hinten und etwas nach unten gedreht, sondern dieses „vordere Ende" wird um die Längsachse gedreht. Auf die Übertragung dieser Bewegung auf das Praemaxillare geht VETTER nicht ein.

Bei dem Zurückdrehen bewegt sich der laterale Teil des Maxillare, das beim Öffnen des Mundes rostrad geführt war, wieder caudad (Abb. 1  $b-a$ ). Laterad ist das Maxillare, wie schon erwähnt, durch das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius ( $La$ ) mit dem Processus coronoideus des Unterkiefers verbunden, der ihn beim Schliessen des Mundes in die Mundecke zurückführt.

Beim Zurückdrehen des Maxillare durch die Sehne  $A_1t$  tritt auch das Praemaxillare in die Ruhestellung zurück. Verschiedene Momente spielen dabei eine Rolle. Erstens ist das Praemaxillare durch zwei dehnbare Bänder mit den Palatina (Abb. 5a,  $Lpp$ : Ligamentum palato-praemaxillare) und zweitens mit dem Neurocranium ( $Lpe$ : Ligamentum praemaxillo-ethmoidale<sup>1)</sup>) verbunden. Diese Bänder werden beim Ausstülpen des Praemaxillare gedehnt, und können es zurückziehen, wenn die Einwirkung der ausstülpenden Kraft aufhört.

Den wichtigsten Anteil hat aber die Haut zwischen Maxillare und Praemaxillare. Diese Haut erlaubt die Ausstülpung des Praemaxillare, sie wird dabei zwischen Maxillare und Prae-

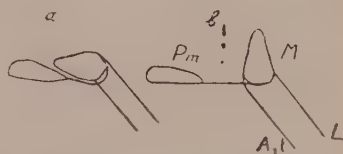


Abb. 10. *Perca fluviatilis* L. Transversalschnitt durch Maxillare und Praemaxillare, um die Lage der zwischen ihnen liegenden Haut zu zeigen, (a) in Ruhelage, (b) während des Vorstülpens des Praemaxillare.

<sup>1)</sup> Diese Nomenklatur entnehme ich BROOKS (1885).

maxillare gespannt. Machen wir in diesem Augenblick einen Transversalschnitt durch beide, dort, wo  $L$  und  $A_1t$  am Maxillare inserieren, so bekommen wir das Bild von Abb. 10. Dreht sich nun das Maxillare, angezogen von  $A_1t$ , um seine Längsachse zurück, dann wird das Praemaxillare zurückgezogen, einfach weil die dazwischenliegende Haut sich um das Maxillare wickelt.

### Allgemeines über die Funktion des Kiefer- und Zungenbogens bei den Teleostei.

Wir können nunmehr die Bewegungen von Kiefer, Zungenbogen und Opercula in ihren Zusammenhängen einigermaßen überblicken und werden nunmehr die Gelegenheit angreifen, die biologische Bedeutung der beschriebenen Verhältnisse zu skizzieren.

#### *Die Atmung.*

Wir beschränken uns darauf, eine allgemeine Übersicht der Atmungsbewegungen zu geben.

Bei kräftigem *Einatmen* werden alle Bewegungen ausgeführt, die auf S. 9 unter *Öffnen des Mundes* genannt sind. Diese Bewegungen führen dazu, dass der Inhalt von Mund- und Kiemenhöhle stark vergrößert wird.

Der Inhalt der *Mundhöhle* wird dabei vergrößert durch:

1. Das Senken des Mundbodens (Hyale).
2. Die laterade Bewegung des Buccal-Komplexes.

Der Inhalt der *Kiemenhöhle* wird vergrößert durch:

1. Die dorso-laterade Bewegung der Kiemendeckel.
2. Das Entfalten des Branchiostegalapparates. Dies geschieht automatisch bei der caudadon Bewegung des Hyale, das die Radii branchiostegi ( $Ra$ , Abb. 1b) trägt. Gleichzeitig wird auch der Mund geöffnet, und lässt das infolge der Raumerweiterung angesogene Wasser eintreten; der entfaltete Branchiostegalapparat schliesst die Kiemenspalte.

Bei kräftigem *Ausatmen* werden alle unter „*Schliessen des Mundes*“ genannten Bewegungen ausgeführt. Sie haben zur Folge, dass der Inhalt von Mund- und Kiemenhöhle stark verkleinert wird.

Der Inhalt der *Mundhöhle* wird dabei verkleinert durch:

1. Das Heben des Mundbodens (Hyale).
2. Die mediade Bewegung des Buccal-Komplexes.

Der Inhalt der *Kiemenhöhle* wird verkleinert durch:

1. Die ventro-mediade Bewegung der Kiemendeckel.
2. Das Zusammenfallen des Branchiostegalapparates (durch den *Musculus hyo-hyoideus*, der zwischen den Radii verläuft).

Gleichzeitig schliesst sich der Mund, das Wasser strömt durch die Kiemerspalte aus; dabei drückt es die Kiemendeckel laterad, daher werden diese nicht ganz gleichzeitig, aber etwas später mediad bewegt.

Diese letzte Tatsache hat zu einem langen Streit geführt, ob nämlich die Atmungsbewegungen synchron sind oder nicht. Später ergab sich jedoch, dass der Zusammenhang der Teile die Bewegungen zu einer Synchronie zwingt, wobei aber die vom Wasserdruck hervorgerufene Verspätung der Kiemendeckel alternierende Bewegungen vortäuscht (WILLEM, 1927).

Die oben beschriebene *vollständige* Atmungsbewegung wird aber nur in sauerstoffarmem Milieu, oder nach kräftiger körperlicher Bewegung ausgeführt. Bei ruhigem Atmen können einige Bewegungen unterbleiben. Der Unterkiefer liegt dann unbeweglich, (also auch das Interoperculum), der Mund ist ein wenig geöffnet. Der *Musculus sterno-hyoideus* senkt das Hyale (also den Mundboden), der Buccal-Komplex wird gehoben (verg. Abb. 4, nur die Kraft  $r$  ruft eine seitliche Bewegung hervor, die caudale Bewegung in Richtung der Kraft  $p$  wird verhindert). Der mit dem Interoperculum verbundene Kiemendeckel kann nicht dorsad, wohl aber durch den *Musc. dilatator operculi* laterad bewegt werden. Beim Ausatmen hebt der *Musc. protractor hyoidei* das Hyale, Buccal-Komplex und Kiemendeckel werden mediad gezogen, der Mund jedoch nicht geschlossen. Das Wasser strömt dennoch durch die Kiemenspalten ab, denn die Buccalmembran (Abb. 11) verschliesst den Weg nach vorn.

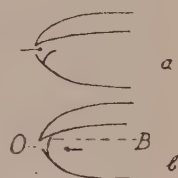


Abb. 11. Medianschnitt durch einen Fischkopf; Wirkung der Buccalmembran (B), (a) beim Einatmen, (b) beim Ausatmen. O = Mundöffnung.

Wir wollen uns mit dieser rohen Skizze begnügen. Einzelheiten findet man in den Detailstudien von WILLEM, der die Möglichkeit und den Wert einer genauen vergleichenden Analyse der Atmungsbewegungen bei Fischen verschiedener Lebensweise nachgewiesen hat. Es zeigt sich dabei, dass die Bewegungen, aus denen der Atmungsvorgang besteht, bei Fischen verschiedener Lebensweise sehr verschiedene Bedeutung haben, worauf allerdings auch schon BAGLIONI (1908) hingewiesen hatte. Bei Bodenformen ist der Branchiostegalapparat sehr, die Bewegungen der Kiemendeckel weniger wichtig. Dem-

entsprechend ist das Operculum klein, der Branchiostegalapparat dagegen oft gewaltig entwickelt. Bei freischwimmenden Formen tritt der Branchiostegalapparat dagegen an Bedeutung und Ausbildung dem Kiemendeckel gegenüber zurück, dort sind die Opercula meist viel grösser als bei Bodenfischen. Diese Unterschiede entsprechen zwei sehr verschiedenen Atmungstypen, die beide in dem Milieu ihrer Besitzer ihre spezielle Bedeutung haben. Daraus ergibt sich ohne weiteres, dass ein morphologischer Vergleich der beteiligten Elemente nur Sinn bekommen kann, wenn man gleichzeitig die Funktion heranzieht, d.h. wenn man in den verschiedenen Formen die Anpassung erblickt. Es ist eben das Verdienst von WILLEM, die Grundlage für eine derartige vergleichende Biologie der Atmungsorgane geschaffen zu haben.

### *Die Nahrungsaufnahme.*

Die Bewegungen beim Greifen und Verschlingen der Beute sind mit den Atmungsbewegungen sehr gut zu vergleichen (HOLMQVIST, 1910), und dieselben Elemente beteiligen sich daran. Öffnet ein Fisch den Mund, zur Nahrungsaufnahme, so geschieht eigentlich dasselbe wie beim Einatmen, nur ist die Bewegung kräftiger und unregelmässig. Die Bewegungen beim Einatmen: Öffnen der Kiefer, Inhaltsvergrößerung der Mundhöhle, schaffen auch die Möglichkeit der Nahrungsaufnahme.

1. Der vergrößerte Querschnitt der Mundhöhle kann grössere Beute durchlassen.

2. Der eingesaugte Wasserstrom kann kleinere Beute mitreissen.

3. Die geöffneten Kiefer können eine Beute umklammern.

Auf die Bedeutung dieser drei Momente werden wir etwas näher eingehen.

*Vergrößerung des Querschnittes der Mundhöhle.* Bei den Raubfischen ist ein Kauen oder Zerkleinern der Nahrung ziemlich selten; die meisten sind „Schlinger“, die Beute wird ungeteilt verschluckt. Daher ist es von Bedeutung, dass die Elemente, die Mundhöhle und Pharynx begrenzen, auseinander weichen können und beim Verschlingen grösserer Beute kein Hindernis darstellen. Bei einem Hecht unseres Aquariums, der einen nicht einmal viel kleineren Artgenossen zu verschlingen suchte, erhielt ich den Eindruck, als seien nicht Mundhöhle und Pharynx, sondern der Verdauungskanal der beschränkende Faktor dieses



Prozesses! Das Kopfskelett, und auch die Kiemenbogen bieten bei extrem geöffnetem Munde gewaltige Durchgangsmöglichkeiten.

Die Hyostylie ermöglicht es, dass die Kiefergelenke dabei auseinander weichen. In Abb. 12 ist der Kopf eines Fisches in Vorderansicht schematisch dargestellt, mit geschlossenem und mit geöffnetem Munde. Die Bewegungen der Kiemenbogen sind mit denen des Kieferbogens zu vergleichen, sie werden in gleicher Weise „geöffnet“. Bei einem extremen Abduzieren der Hyomandibularia (also auch der Kiemendeckel) kann die Kiemenspalte nicht, wie bei der Einatmung, verschlossen bleiben. Steckt eine Beute längere Zeit in der Mundhöhle eines Hechtes, so ist der Kiemendeckel weit geöffnet; hierdurch wird das Tier vielleicht vor dem Ersticken geschützt.

*Die Nahrungsaufnahme durch eingesaugtes Wasser.* Die Erweiterung der Mundhöhle erzeugt beim Öffnen des Mundes einen nach innen gerichteten Wasserstrom, der kleinere Nahrungsobjekte mitführen kann. Dies benutzen viele Fische. Ein Goldfisch, der eine Wasserfloh fangen will, schwimmt bis an das Tierchen heran, öffnet den Mund, und saugt es blitzschnell und unfehlbar ein.

Diese Jagdmethode ist sehr allgemein, sie wird auch verwendet um kleine Objekte vom Boden zu nehmen. Bei Fischen, die ganz auf diese Methode eingestellt sind, könnten wir von einem Saugmund sprechen (*Cyprinus carpio* und Verwandte). Wichtig ist dabei, dass der erzeugte Wasserstrom innerhalb gewisser Grenzen umso stärker ist, je enger die Mundöffnung wird. Bei allen Fischen spielt diese Saugkraft eine mehr oder wenig wichtige Rolle, einige sind ausschliesslich auf sie spezialisiert (z.B. *Lophius*, S. 41).

*Die Kiefer und die Nahrungsaufnahme.* Die Kiefer haben bei den verschiedenen Ernährungsmethoden eine sehr verschiedene Funktion. Bei einem Saugmund, wie bei *Cyprinus* (S. 27) bilden sie nur die knöcherne Stütze des Saugrüssels; bei *Clupea* (S. 22) dienen sie der Entfaltung einer Reuse. In den meisten Fällen aber umklammern die Kiefer die Beute und sind entsprechend bezahnt. Dabei stehen ursprünglich zwei Elemente einander gegenüber: das Palatoquadratum hat der Oberkieferfunktion,

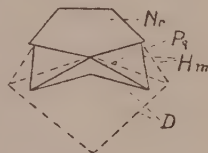


Abb. 12. Schema einer vorderen Ansicht des Kieferskeletts eines Fisches (—) vor, (---) nach dem Öffnen des Mundes. Erklärung im Text. Nr = Neurocranium; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.



die Cartilago Meckeli bildet den Unterkiefer. Mit „ursprünglich“ ist hier gemeint: bei den Haifischen, und „primitiven“, Teleostiern. Wir sehen aber, dass bei den „modernerer“ Fischgruppen die Oberkieferfunktion nach vorn, auf das Maxillare, oder sogar das Praemaxillare übertragen ist. Diese Elemente werden von zwei sogenannten praeoralen Bogen abgeleitet, welche mehr oder weniger frei vom übrigen Skelett vor dem Kieferbogen liegen. Gewöhnlich wird das Praemaxillare von einem vorderen, das Maxillare von einem hinteren „Lippenknorpel“ abgeleitet. Dieses Übertragen der Oberkieferfunktion auf praeorale Teile ist ein sehr wichtiges Moment. Diese Elemente liegen nämlich nicht, wie das Palatoquadratum, dem Kopfskelett fest an; sie sind also nicht mehr oder weniger fixiert, sondern frei beweglich. Dadurch wird die Möglichkeit eines beweglichen, vorstülpbaren Oberkiefers geschaffen. Die Übernahme der Oberkieferfunktion durch die praeoralen Bogen ist also die Voraussetzung für die mannigfaltigen Mundbewegungen, die wir bei sehr vielen Fischgruppen finden und die ihnen eine weitgehende Anpassung an die verschiedensten Lebensbedingungen gestatten. Wenn man die Kieferverhältnisse der Teleostier mit Berücksichtigung des gebräuchlichen Systems überblickt, so ergibt sich, dass bei den „primitiveren“ Formen das Palatoquadratum als Oberkiefer wirkt, während bei den „fortschrittlichsten“ Formen das Praemaxillare diese Funktion übernimmt. In den dazwischen liegenden Gruppen findet man alle Übergänge zwischen beiden Stadien, wobei oft das Maxillare als Oberkiefer funktioniert und sich manchmal sogar mehrere Visceralbogen die Oberkieferfunktion teilen. Man bekommt den Eindruck, dass diese Funktion im Verlauf der historischen Entwicklung vom Palatoquadratum allmählich auf das Maxillare überging, und sich dann von dort aus weiter nach vorne auf das Praemaxillare verschob.

Einige Beispiele, etwa in systematischer Reihenfolge, mögen dies erläutern:

*Esox lucius* (S. 26). Dem Unterkiefer steht das Palatinum gegenüber, über seiner Spitze das zwischen den Palatina eingeschobene Vomer. Das Maxillare ist ausgeschaltet, das Praemaxillare sehr klein.

*Osmerus eperlanus* (S. 25). Dem Unterkiefer steht das Palatinum gegenüber; über seiner Spitze das kleine Praemaxillare. Das Maxillare ist ausgeschaltet.

*Salmo salar* (S. 24). Dem Unterkiefer steht das Maxillare gegenüber, über seiner Spitze aber das Praemaxillare, das Palatinum ist ausgeschaltet.

*Conger vulgaris* (S. 26). Dem Unterkiefer steht das Maxillare gegenüber,

über seiner Spitze das kleine, mit dem Neurocranium verwachsene Praemaxillare.

*Cyprinidae* (S. 27), *Teleostei physoclysti* (hierzu auch *Perca*). Dem Unterkiefer steht das gut entwickelte Praemaxillare gegenüber; Maxillare und Palatinum sind ausgeschaltet.

Im Allgemeinen gelten die erstgenannten Gruppen, alle *Teleostei physostomi*, den *Teleostei physoclysti* gegenüber als die primitiveren Formen. Die Kieferverhältnisse stimmen also gut mit unserer Vorstellung überein. Bei den Crossopterygiern (untersucht wurde *Polypterus bichir*), von denen man die *Teleostei* ableitet, bilden jedoch Maxillare und Praemaxillare zusammen den Oberkiefer, das Palatinum ist ausgeschaltet. In dieser Hinsicht wäre die Gruppe also weniger primitiv als *Esox*. Bei den vermeintlichen Vorfahren der *Teleostei* ist also keine Stütze für unsere Vorstellung zu finden. Es ist übrigens auch unmöglich an rezentem Material zu beweisen, dass diese der Wirklichkeit entspricht, sie gibt aber vielleicht ein brauchbares Bild. Jedenfalls sind die Kiefer bei den niederen Fischgruppen starr, bei den höheren Formen dagegen oft sehr beweglich, und dem entspricht der erwähnte Unterschied in der Oberkieferausbildung, denn das Palatoquadratum ist starr, das Praemaxillare beweglich.

Bei der Betrachtung der obenerwähnten Reihe entsteht der Eindruck, dass in der historischen Entwicklung der Teleostierkiefer die Festigkeit der Beweglichkeit geopfert wurde. Dieser Eindruck wird dadurch verstärkt, dass bei höheren Formen, deren Lebensweise sehr druckfeste Kiefer benötigt, rückgängige Prozesse (*Anarrhichas*, S. 39) auftreten, oder die Festigkeit durch sonderbare Kunstgriffe (*Pseudoscarus*, S. 63) wiederhergestellt wird.

Die Fische sind jedoch im Allgemeinen Schlinger, die Nahrung wird selten gekaut oder abgeissen, daher ist keine besondere Festigkeit der Kiefer nötig; sie dienen vor allem dem Greifen. Es liegt eine gewisse Logik in der Tatsache, dass diese Greiffunktion den vordersten und beweglichsten Kopfelementen (den Praemaxillaria) übertragen wurde.

*Die Bewegungen der Kiefer beim Schlingen.* – Über das Schlingen ist im Allgemeinen sehr wenig bekannt. Bei *Cottus* wurde jedoch die Zusammenarbeit der Kiefer – und Zungenelemente während dieses Vorganges von VANDENBERGHE (1928) analysiert. Diese Beschreibung trifft ebenfalls für *Perca*,<sup>1)</sup> und vielleicht auch für viele verwandte Raubfische zu. Die Beute wird zwischen Prae-

<sup>1)</sup> Den bei *Perca* beschriebenen Maxillarmechanismus finden wir in fast genau derselben Form bei vielen *Teleostei physoclysti*, die ebenso räubepisch leben und wenig spezialisiert sind, z. B. *Cottus*, *Zoarus*, *Trachinus*.

maxillare und Unterkiefer gefasst und nachher unzerkleinert geschluckt. Bei diesem Schlingen spielen die Bewegungen von Praemaxillare und Hyale die Hauptrolle. Es wurde schon erwähnt, dass beim Öffnen des Mundes das Hyale, beim Schliessen des Mundes das Praemaxillare zurückgezogen wird. Diese abwechselnden Bewegungen werden bei der Nahrungsaufnahme folgendermassen ausgenutzt:

Wenn die Beute gegriffen wird, ist der Mund geöffnet, also das Praemaxillare ausgestülpt. Beim Schliessen des Mundes wird das Praemaxillare, und mit ihm die Beute, caudad gezogen. Jetzt greifen die Hypopharyngealzähne des Glossohyale die Beute, und der Mund öffnet sich wieder. Dabei lässt das Praemaxillare los, das Hyale (und das Glossohyale) bewegt sich aber (zurückgezogen durch den *Musc. sterno-hyoideus*) caudad und führt dabei die Beute weiter nach innen. Jetzt hat das Praemaxillare wieder Gelegenheit, um beim erneuten Schliessen des Mundes seine Zähne weiter nach vorne in die Beute zu schlagen, während die Hypopharyngealzähne wieder loslassen, weil sie mit dem Hyale wieder nach vorn gezogen werden, um ihre Tätigkeit zu wiederholen. Die ganze Wirkung beruht darauf, dass die Zähne, weil sie schräg caudad gerichtet sind, die Beute nur mitführen, wenn sie caudad gezogen werden. So schiebt bei jedem Öffnen und Schliessen des Mundes die Beute etwas nach hinten, abwechselnd gefasst von den caudad gerichteten Zähnen des Hyoid und denen des Praemaxillare. Diese Wirkung wird unterstützt durch die zwei bezahnten Epipharyngealplatten, die am Munddach liegen, und die selbständig durch Re- und Protraktoren bewegt werden. Diese Platten findet man bei den Raubfischen sehr oft, sie dienen wohl überall der Nahrungsaufnahme. Auch die beschriebene Wechselwirkung von Praemaxillare und Hyale entspricht bei vielen Arten wohl hauptsächlich den Angaben von VANDENBERGHE. Das ist aber niemals genügend untersucht. Wir werden uns im Folgenden mit der Technik der Nahrungsaufnahme nicht beschäftigen und beschränken uns auf den eigentlichen Kiefermechanismus.

#### CLUPEA HARENGUS L. (Abb. 13).

Der Mund des Herings bildet in geöffnetem Zustande eine Reuse. Die Kiefer, vor allem Maxillare und Dentale, die sehr hoch und platt sind, stützen diese Reuse. Ihre Bezahnung ist sehr schwach. Das Entfalten dieser Reuse ist in Abb. 13 dargestellt. Das Lig. maxillo-mandibulare anterius (*La*) und posterius (*L*) arbeiten beim Senken des Unterkiefers zusammen und bewegen das Maxillare orad. Der Processus coronoideus liegt sehr weit nach vorne, daher wird das mit ihm durch das *La* verbundene Maxillare ebenfalls weit orad gezogen. Dabei dreht sich das sehr geräumige Lig. maxillo-mandibulare anterius um etwa 180°; seine Insertionsstelle am Processus coronoideus (*y*) liegt bei geschlossenem Mund über seiner Verbindung mit dem Maxillare (*x*), bei geöffnetem Mund dagegen darunter (Vergl. Abb. 13 *a-b*). Das Lig. max.-mand. posterius hat die-

selbe Funktion wie bei *Percia*; es verläuft vom Unterkiefer zum medianen Teil des Maxillare und dreht diesen Teil beim Öffnen des Mundes um die Längsachse, wobei es den lateralen Teil des Maxillare gemeinsam mit dem Lig. max.-mand. anterius orad bewegt. L. hebt sich hier sehr wenig von der Umgebung ab, eigentlich hat ein ganzer Streifen Bindegewebe seine Funktion.

Das Praemaxillare ist nur sehr klein, es wird beim Öffnen des Mundes gehoben und vervollständigt den Trichterrand an der Oberseite. Die zwei Admaxillaria folgen in ihren Bewegungen dem Maxillare. Das Admax. I ist unten mit dem Maxillare, oben mit dem Lig. max.-mand. posterius verbunden. Wenn, beim Öffnen des Mundes, diese letzte Verbindung nach unten gezogen wird, schiebt das Admaxillare I das Maxillare nach vorne und unterstützt damit dessen orade Bewegung (Vergl. JORDAN, 1918, dort wird aber dieses Moment für das ein-

zig wirksame gehalten). Das Admax. II liegt wieder beweglich zwischen Admax. I und Maxillare. Die Bewegung der Admaxillaria beim Öffnen des Mundes ergibt sich aus Abb. 13 a-b mit ausreichender Deutlichkeit.

Beim Schliessen des Mundes hebt der Musc. adductor mandibulae (Abb. 13 b,  $A_2$ ) den Unterkiefer; er hat keine direkten Beziehungen zum Maxillare. Das Maxillare wird nur vom Lig. m.-m. anterius zurückgeführt und faltet dabei auch die Ad-

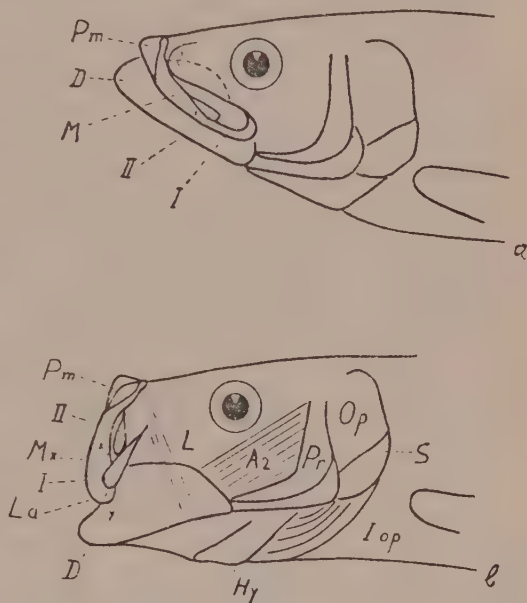


Abb. 13. *Clupea harengus* L. (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund. I = Admaxillare I. II = Admaxillare II. x, y = Insertionsstellen des Ligamentum maxillo-mandibulare anterius an Maxillare und Dentale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.



maxillaria wieder zusammen. Der hohe Processus coronoideus schiebt sich bei geschlossenem Munde zwischen Maxillare und Palatinum.

Die Nahrung des Herings besteht hauptsächlich aus Planktonorganismen (KYLE und EHRENBAUM, 1929). Die vom geöffneten Mund gebildete Reuse erscheint zum Planktonfang sehr geeignet (JORDAN, 1918).

#### SALMO SALAR L. (Abb. 14).

Die Praemaxillaria sind stark verlängert und unbeweglich mit dem Neurocranium verbunden – sie bilden eine scharfe Schauzenspitze. Ihren Zähnen stehen die der Unterkieferspitze gegenüber, wäh-

während die hinteren Zähne des Unterkiefers in die Zähne auf dem Vorderrand des Maxillare greifen. Das Maxillare ist mit dem Palatinum und Praemaxillare beweglich verbunden. Beim Öffnen des Mundes dreht das Lig. max.-mand. posterius das Maxillare, wie bei

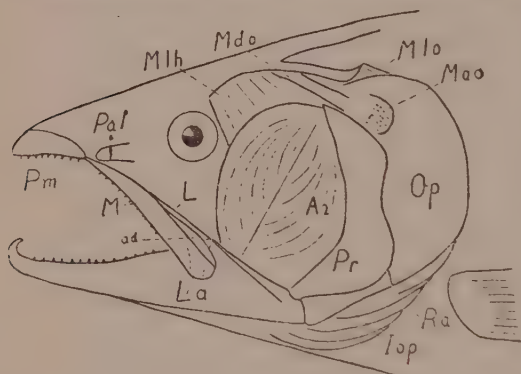


Abb. 14. *Salmo salar* L. ♂ ad. ad = Admaxillare; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

*Perca*, aber viel schwächer, rostrad und etwas um seine Längsachse. Dabei wird der bezahnte Vorderrand etwas nach aussen gerichtet. Eine besondere Sehne des Musculus adductor mandibulae, die beim Schliessen des Mundes das Maxillare zurückführt, besteht hier nicht; dies geschieht durch das Ligam. maxillo-mandibulare anterius (*La*), das nur dem Schliessen des Mundes dient (in Gegensatz zu *Clupea*). Es inseriert am Vorderrand des Maxillare und dreht diesen beim Heben des Unterkiefers wieder nach innen, hebt das Maxillare und drückt es fest in die Munddecke. Das Admaxillare (*ad*) ist in seiner ganzen Länge fest mit dem Maxillare verbunden und folgt den Bewegungen desselben (vergl. *Clupea*). Der Lachs ist ein Raubfisch. Die Kiefer bilden, wie beim Hecht, eine Greif-



zange; nur beteiligen sich andere Oberkieferelemente daran (vergl. S. 20).

OSMERUS EPERLANUS L. (Abb. 15).

Das stark bezahnte Palatinum hat Oberkieferfunktion und steht dem Unterkiefer gegenüber, während die kleinen Zähne des Maxillare seitlich der Mandibula ins Leere greifen.

Der Unterkieferspitze entsprechen die Zähne des Praemaxillare. Die starken Zähne des Vomer greifen in die Zähne des Glossohyale; den hintern Zähnen des Hyale entspricht der mediane bezahnte Rand der Entopterygoidea. Maxillare und Praemaxillare bewegen sich beim Öffnen des Mundes nur schwach. Die Maxillaria reichen mediad kaum bis zum Neurocranium und sind beweglich mit den Palatina verbunden; sie werden, genau wie bei *Salmo*, beim Öffnen des Mundes vom Lig. maxillo-mandibulare posterius gedreht, nur arbeitet dies hier mit dem

Lig. max.-mand. anterus zusammen. Dabei ist das Praemaxillare (bei *q*, Abb. 15) ebenfalls einem Druck ausgesetzt; es dreht sich bei *z* gegen das Nasale und der bezahnte Vorderrand hebt sich etwas. Das Admaxillare spielt dieselbe Rolle wie bei *Clupea* (S. 23). Das Maxillare wird beim Schliessen des Mundes vom Lig. max.-mand. anterus wieder gehoben. Der Musc. adductor mandibulae hat keine direkten Beziehungen zum Maxillare und inseriert nur am Unterkiefer. *Osmerus* ist ein noch ausgesprochenerer Raubfisch als *Salmo*. Der Mund ist dementsprechend grösser und stärker bezahnt, zeigt im Übrigen aber denselben Typus.

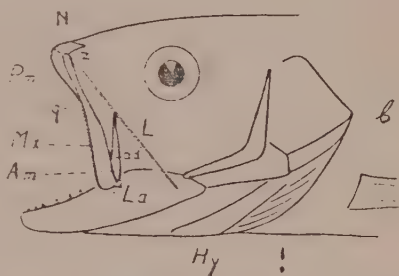
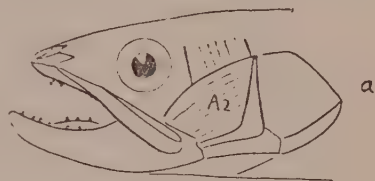


Abb. 15. *Osmerus eperlanus* L., (a) mit halb geschlossenem, (b) mit weit geöffnetem Mund. *N* = Nasale. *ad* = Admaxillare. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

## CONGER VULGARIS CUV. (Abb. 16).

Hier erfüllt das Maxillare die Funktion des Oberkiefers. Es ist dementsprechend bezahnt und steht dem Unterkiefer gegenüber. Die Praemaxillaria sind klein und vollständig miteinander und mit dem Neurocranium verwachsen. Sie schieben sich als eine mit Zähnen besetzte Platte zwischen die Maxillaria ein

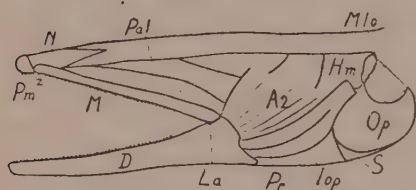


Abb. 16. *Conger vulgaris* Cuv. Kieferskelett. *N* = Nasale; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

(tragen hier also den Namen „Zwischenkiefer“ mit Recht) und stehen der Unterkieferspitze gegenüber. Das Maxillare ist durch ein Lig. max.-mand. anterius (Abb. 16, *La*) ziemlich fest mit dem Unterkiefer verbunden; es bewegt sich beim Öffnen und Schliessen des

Mundes mit ihm auf und nieder, wobei es sich (bei *z*) gegen Palatinum und Praemaxillare dreht. Die Kiefermuskulatur ist gewaltig entwickelt. Dorsal dehnt sich der Musc. adductor mandibulae so weit aus, das die Muskeln von links und rechts auf der Mitte des Schädels zusammenstossen. Der Musc. adductor mandibulae inseriert nur am Unterkiefer, er weist keinerlei Beziehungen zum Maxillare auf. Auch ist kein Lig. max.-mand. posterius vorhanden. *Conger* ist ein Raubfisch. Das Kieferskelett ist sehr starr; die Kiefer bilden eine feste Greifzange.

## ESOX LUCIUS L. (Abb. 17).

Bei *Esox* greifen die Zähne von Palatinum und Unterkiefer ineinander. Gegenüber der Unterkieferspitze steht das zwischen den Palatina liegende, stark bezahnte Vomer. Maxillare und Praemaxillare spielen beim Greifen der Beute fast überhaupt keine Rolle. Die sehr kleinen, schwach bezahnten Praemaxillaria liegen getrennt der die Schnauzenspitze bildenden Regio ethmoidalis an und sind zwischen dieser und den Palatina fest eingefügt (Abb. 17*b*). Die unbezahnten Maxillaria begrenzen die Mundhöhle. Senkt sich der Unterkiefer, so wird das Maxillare vom Processus coronoideus, mit dem es durch ein Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (*La*) verbunden ist, mitgezogen; sein Drehpunkt liegt am Palatinum. Beim Schliessen des Mundes wird der Unterkiefer vom Musc. adductor mandibulae (*A<sub>2</sub>*) gehoben. Dieser ist geschichtet, es fehlt hier aber eine oberfläch-

liche Partie, die eine Sehne zum Maxillare hinaufsendet. Das Maxillare folgt nur passiv dem Unterkiefer. Der Hecht ist ein

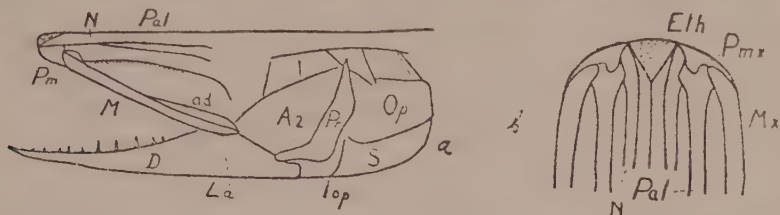


Abb. 17. *Esox lucius* L., (a) seitliche Ansicht des Kopfes; (b) obere Ansicht des Rostrum. *N* = Nasale, *ad* = Admaxillare. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

typischer Raubfisch; seine Jagdweise besteht darin, dass er sich aus dem Hinterhalt blitzschnell auf die Beute wirft. Seine Kiefer bilden eine Zange; der Mund stülpt kein Element aus, sondern umgreift die Beute einfach.

#### CYPRINUS CARPIO L. (Abb. 18–20).

Gegenüber dem Unterkiefer finden wir das Praemaxillare, beide sind zahnlos. Die Praemaxillaria können vorgestülpt werden, dies geschieht hier aber auf eine prinzipiell andere Weise als bei *Perca* beschrieben wurde.

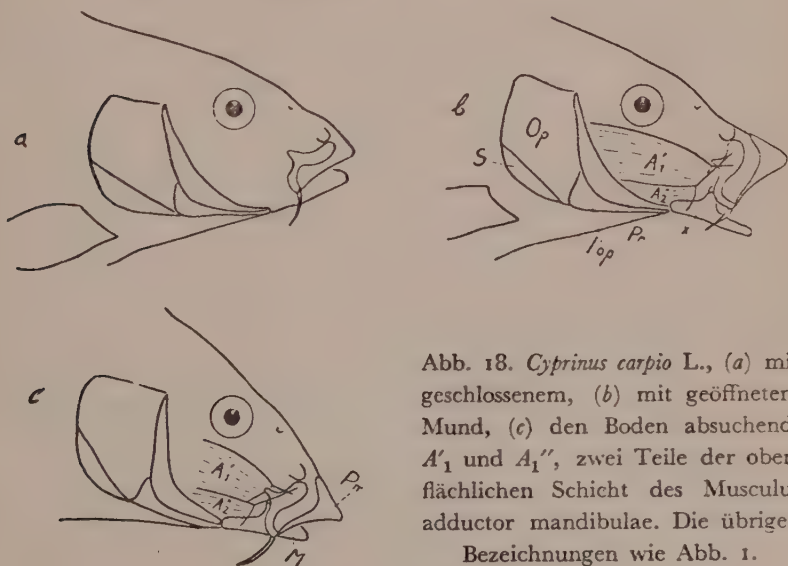


Abb. 18. *Cyprinus carpio* L., (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund, (c) den Boden absuchend. *A'1* und *A'2*, zwei Teile der oberflächlichen Schicht des Musculus adductor mandibulae. Die übrigen Bezeichnungen wie Abb. 1.

Wird der Unterkiefer gesenkt, so schiebt ein Knorpelkissen  $x$  (Abb. 19), das am Hinterrande des Maxillare entlanggleitet, das Maxillare nach vorn (Abb. 19 *a-b*). Dies dreht sich dabei um seine Befestigung am Palatinum und erreicht so den in Abb. 19*b*



Abb. 19. *Cyprinus carpio* L. Die Bewegungen der Kieferteile beim Öffnen des Mundes. Erklärung im Text. *Lpm* = Ligamentum palato-maxillare, *R* = Rostrale; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1 und 18.

dargestellten Stand. Das gegen das Maxillare anliegende Praemaxillare dreht sich mit. Senkt sich nun der Unterkiefer weiter, so zieht er mit Hilfe eines Bandes (*L*) das ganze Maxillare ventrad (Abb. 19*c*). Dabei gleitet es am Palatinum entlang, und das Ligamentum palato-maxillare (*Lpm*) dehnt sich ein wenig. Durch diese ventrade Bewegung der Maxillaria werden die Praemaxillaria gleichzeitig auf die folgende Art und Weise vorgestülpt:

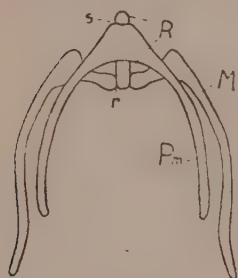


Abb. 20. *Cyprinus carpio* L. Die Lage von Maxillare, Praemaxillare und Rostrale in Vorderansicht.

Das Rostrale (*R*) ist verknöchert und stäbchenförmig, es hat bei *q* einen Drehpunkt dem Neurocranium gegenüber. Bei *s* ist es mit den Praemaxillaria beweglich verbunden, bei *r* schiebt es sich gelenkig zwischen die ventralen Processi der beiden Maxillaria ein (vergl. Abb. 20). Gleiten die Maxillaria nun, wie beschrieben wurde, ventrad und caudad, so wird der Punkt *r* mitgezogen. Jetzt dreht sich das Rostrale in der Medianebene um *q*, *s* bewegt sich nach vorn, und stülpt die Praemaxillaria aus (Abb. 19*c*).

Hebt sich der Unterkiefer wieder, dann fällt der Zug von *L* weg, das elastische Lig. palato-maxillare hebt das Maxillare in



die Ruhestellung und das Rostrale dreht sich wieder zurück, führt dabei das Praemaxillare mit. Bei frischen Tieren kann man diesen Vorgang leicht beobachten, wenn man Haut und Gewebe wegnimmt, ohne die Kiefermechanik zu zerstören. Man braucht nur den Unterkiefer maximal zu senken um die Vorstülpung zu erhalten. Beim lebendigen Tier können wir jedoch oft, z.B. bei der Nahrungsaufnahme vom Boden, beobachten, dass der Fisch bei nur halbgeöffnetem Munde plötzlich, ohne weiteres Senken des Unterkiefers, die Praemaxillaria vorstülpt (wie in Abb. 18c). Hierbei bewegen sie sich aber nicht nach vorn (wie in Abb. 19c und 18b), sondern schräg nach unten. Diese Beobachtung ist zunächst verwunderlich, denn in den bisherigen Fällen reagierte das Praemaxillare nur auf Unterkiefersenkung, selbständige Bewegung war dort unmöglich, es fehlten dazu ja auch die Muskeln. Eine Erklärung für den Vorgang finden wir in der Anatomie des Musculus adductor mandibulae. Das Ligamentum maxillo-mandibulare posterius übertrug, u.a. bei *Perca*, die Unterkieferbewegung nur passiv auf das Maxillare. Bei *Cyprinus* aber ist es mit einem Teil des Musc. adductor mandibulae verbunden, und zwar mit der Muskelportion  $A'_1$  (Abb. 18c), die auf Quadratum und Unterkiefer (Aussenseite des Artikulare) inseriert. Wenn dieser Muskel am Bande *L* zieht, so bewegt dies das Maxillare ventrad und das Praemaxillare stülpt sich vor. Dieses Vorstülpen ist hier also auch ohne Kiefersinken zu erreichen. Die Haltung des Mundes bei diesem Vorgang ist auf Abb. 18c, dargestellt, es zeigt die Haltung eines Karpfens, der den Boden absucht. Beachtenswert sind jetzt auch die Tastfäden, die eine seitliche Verlängerung der Maxillaria bilden. In der Haltung der Abb. 18c hängen sie ganz unterhalb der Mundöffnung und können so den Boden abtasten (vergl. 18b). Die Muskelportion  $A''_1$  dient also dem Öffnen des Mundes, nicht dem Schliessen. Anders die Portion  $A'_1$ , die beim Schliessen des Mundes das Maxillare in dem Ruhestand zurückzieht. Insofern sind die beiden Portionen also Antagonisten. Trotzdem ist im folgenden Falle eine Zusammenarbeit von  $A'_1$  und  $A''_1$  wahrscheinlich: Wenn bei dem in Abb. 18c dargestellten Zustande, in dem  $A''_1$  gespannt ist, sich auch  $A'_1$  zusammenzieht, so wird das Maxillare caudad bewegt, es dreht sich dabei um seine Befestigung am Palatinum, und so wird die Mundöffnung noch weiter in der Richtung des Bodens ausgestülpt. Diese Bewegung kann man am lebenden Tier beobachten; ob sie in der be-

schriebenen Weise geschieht, wage ich nicht mit Sicherheit zu sagen, es ist aber sehr wahrscheinlich.

Beim Schliessen des Mundes muss  $A''_1$  erschlafft sein, um das Praemaxillare zurücktreten zu lassen;  $A'_1$  zieht das Maxillare in die Ruhelage zurück. Die tieferen Teile des Musculus adductor mandibulae heben dabei den Unterkiefer. VETTER (1873) hat die erwähnten Muskelpartionen  $A'_1$  und  $A''_1$  genannt, weil er sie als Teile der bei anderen Fischen einheitlichen oberflächlichen Partie  $A_1$  des Musculus adductor mandibulae auffasste. Diese steht überall, wo sie auftritt, in Beziehung zum Maxillare.

Dass die scharfe Trennung des  $A_1$  in zwei Portionen bei *Cyprinus* mit dem obenbeschriebenen Antagonismus zusammenhängt, war VETTER jedoch unbekannt. Nach einer ausgezeichneten Beschreibung der Anatomie der Kiefermuskeln von *Cyprinus*, hat VETTER jedoch auch versucht, die Wirkung dieser Muskeln darzustellen. Er sagt u.a.:

„Die Function der Schicht  $A_1$  kann nur darin bestehen, gleichzeitig mit der Hebung des Unterkiefers das Maxillare, und mit diesem das Praemaxillare an ihren vorderen Enden nach hinten, und etwas nach unten zu ziehen d.h., jene Rückwärtsbewegungen, die der ganze Kiefergaumenapparat beim Schliessen des Mundes passiv ausführt, activ zu unterstützen.... Bei *Cyprinus* bezweckt die Differenzierung dieser Portion in zwei, sich kreuzende Muskeln offenbar, die Bewegungen des Maxillare (und des Praemaxillare) nach unten ( $A''_1$ ) und nach hinten ( $A'_1$ ) um so vollkommener und energischer zu vollziehen, wodurch sich zugleich das auf den ersten Blick fast wunderlich erscheinende Übergreifen des Ursprungs des Musc. adductor mandibulae auf die Mandibel selbst, leicht erklärt“ (hervorgehoben von mir).

Wir sehen hier, dass sogar ein so gründlicher Anatom wie VETTER sich begnügt mit einer oberflächlichen und ungenauen Darstellung der Wirkung der beschriebenen Muskeln, und es unterlässt, den Kiefermechanismus auf seine Bewegungsmöglichkeiten zu prüfen. Auch kann man das Übergreifen des Ursprungs des Musc. adductor mandibulae auf die Mandibel selbst, nicht auf diese Weise erklären. Von dieser Erscheinung kann man nur die Bedeutung angeben, wenn man die Rolle des Ligamentum maxillo-mandibulare hervorhebt, und darauf hinweist, dass die beschriebene Lage einer Partie des Musc. adductor mandibulae es möglich macht, das Praemaxillare selbständig auszustulpen, und dass der „Rüssel“ des Karpfens gerade deswegen so plastisch ist.

Eine gute Beschreibung vom Ausstulpen der Praemaxillaria beim Karpfen gibt FIEBINGER (1931). Ich habe aber den Eindruck, dass sie für Nichtsachverständige nur schwer verständlich ist, sodass es nicht überflüssig erscheint, eine Darstellung mit Abbildungen zu geben. Die Arbeit von FIEBINGER ist übrigens hauptsächlich histologisch. – Der Verfasser hat die Rolle der Muskelpartien  $A'_1$  und  $A''_1$  m.E. auch nicht ganz richtig beurteilt: er ist der Ansicht, dass  $A''_1$  bei jedem Ausstulpen tätig ist, und  $A'_1$  dagegen nur beim Schliessen des Mundes. Auf die anderen Möglichkeiten, infolge deren verschiedene Arten der Ausstülpung möglich sind, wurde nicht geachtet.

Auch bei THILLO (1920) finden wir eine Behandlung der Kiefermechanik

des Karpfens. Diese Beschreibung ist aber sehr oberflächlich. Der Verfasser sagt: „Der Unterkiefer, Vorkiefer und Oberkiefer sind fächerförmig angeordnet. (In der Ruhe) . . . ist der Fächer zusammengefalt. Klappt man den Unterkiefer nach unten, so wird er entfaltet.“ Die Abbildungen sind gleichfalls undeutlich. Die Rolle des Rostrale wird nicht beschrieben, wohl spricht der Verfasser von „einem knorpelhaften Band“, das sich nach oben krümmen soll, wenn das Maul geschlossen wird. Ist damit vielleicht das Rostrale gemeint? Es klingt etwas sonderbar, wenn der Verfasser erklärt: „Ich hoffe, der Leser wird aus meinen Darlegungen ersehen, dass die mechanischen Verhältnisse des Karpfenmauls leichter zu durchschauen sind, als es auf den ersten Blick erscheint. Allerdings darf man sich nicht von vornherein in Einzelheiten verlieren“(!)

Vom Schliessen des Mundes sagt THILO: „Geschlossen wird das Maul durch . . . den Musculus adductor mandibulae. Von diesem setzt sich jederseits eine Zacke an das obere Ende des Oberkiefers, eine zweite Zacke an die hintere Hälfte des Unterkiefers. Als Schliesser dient noch ein zweiter kleiner Muskel (Musculus levator palatini). Er entspringt unter der Augenhöhle, und setzt sich an einen besonderen Muskelfortsatz in der Mitte des Oberkiefers.“ Mit dem letzten Muskel ist offenbar die Muskelpartie  $A_1$  im Sinne von VETTER gemeint; es ist aber unverständlich warum der Verfasser, der, seinem Literaturverzeichnis nach, die Arbeit von VETTER kennt, hier mit einer ganz neuen, unrichtigen Nomenklatur Verwirrung stiftet.

Richtig betont THILO jedoch die Bedeutung der Kiefermechanik für die Ernährungsweise von Cyprinus. Die Art ernährt sich von Wasserpflanzen, aber auch von Insekten, Plankton, Schnecken, Würmern und anderen niedern Tieren (KYLE und EHRENBAUM, 1929). Diese werden oft durch Wühlen im Boden gefunden. Entsprechend dieser Aufgabe bildet der Mund eine enge, bewegliche Röhre.

#### BELONE ACUS RISSO (Abb. 21–22).

Das Praemaxillare ist nach vorne schnabelförmig verlängert. Es ist stark bezahnt und liegt dem noch etwas stärker verlängerten Unterkiefer gegenüber. Das kleine Maxillare ist unbeweglich mit dem Praemaxillare verwachsen, der von ihnen gebildete Komplex bei  $z$  beweglich mit dem Palatinum verbunden.

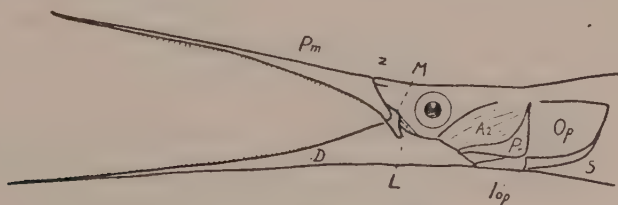


Abb. 21. *Belone acus* Risso. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

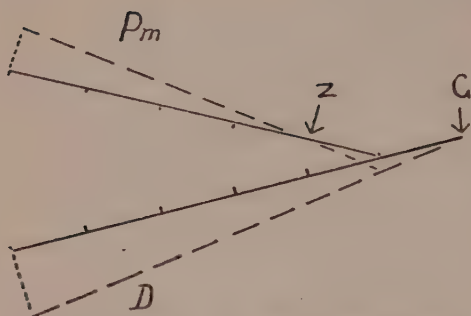


Abb. 22. *Belone acus* Risso. Schematische Darstellung der Lage der Kieforteile, (—) bei halb, (- - -) bei weit geöffnetem Mund. G = Kiefergelenk. Bezeichnungen wie

Abb. 21.

Ein Ligam. [maxillo-mandibulare posterius (L) verbindet das Maxillare mit dem Unterkiefer. Wenn dieser sich senkt, wird das Maxillare nach unten gezogen und das Prmx. gehoben. Diese Bewegung ist in Abb. 22 schematisch dargestellt. Beim Schliessen des Mundes wird der Unterkiefer (und das Max.) wieder

gehoben, wobei der „Oberschnabel“ sich senkt. Der Musc. adductor mandibulae sendet keine Sehne zum Max., er inseriert nur am Unterkiefer.

*Belone* ist ein Raubfisch, seine Nahrung besteht hauptsächlich aus kleinen, pelagischen Fischen.

#### ORTHAGORISCUS MOLA L. (Abb. 23).

Untersucht wurde nur ein frisches Exemplar von 127 cm Länge. Das Kieferskelett ist sehr starr. Das unbezahnte Praemaxillare steht dem Unterkiefer gegenüber und ist mit dem Maxillare verwachsen; der von ihnen gebildete Komplex kann sich um  $z$  (Abb. 23) drehen und folgt den Bewegungen des Unterkiefers wegen eines Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (La). Wenn der Unterkiefer sich senkt, wird die Spitze des Oberkiefers gehoben, und umgekehrt.

Da die Kopfmuskulatur des untersuchten *Orthagoriscus* sehr erheblich von den übrigen Fischen abweicht, erscheint es mir erwünscht, sie etwas vollständiger zu beschreiben. Die Kiefermuskeln waren nur an der rechten Seite des Kopfes ausgebildet. Es ergab sich, dass der Unterkiefer nur durch die Opercularmuskeln gesenkt werden kann. Das Interoperculum (*Iop*) verläuft als langer, knorpeliger Stab vom Angulare zum Kiemendeckel, ohne Beziehungen zum Hyale aufzuweisen. Die MM. levator und dilatator operculi (*Mlo*, *Mdo*) sind gut entwickelt. Wenn sie das Operculum heben, übt das Interoperculum einen





Leider stand nur ein Exemplar der Art zur Verfügung; es wäre interessant zu wissen, ob sich bei jedem erwachsenen *Orthogoriscus* eine so weitgehende Muskeldegeneration findet. Das untersuchte Stück machte übrigens einen ganz normalen Eindruck.

Die Nahrung der Art besteht anscheinend aus Cephalopoden, Crustaceen und dergleichen (E. W. MOHR, 1929), die Lebensweise ist übrigens sehr wenig bekannt.

#### AMMODYTES TOBIANUS L. (Abb. 24).

Senkt man bei einem frisch getöteten Tier den Unterkiefer, so dreht sich das Maxillare um etwa  $120^\circ$  rostrad (Abb. 24 *a-c*), während das Praemaxillare weit nach vorn ausgestülpt wird. Dieser Mechanismus ist sehr zart, während des Experimentierens zerstört man ihn meistens sofort. Nur wenn man die Haut und das Praeorbitale vorsichtig ablöst, gelingt es, ihn intakt zu halten. Bei geringem Senken des Unterkiefers schiebt ein Knorpelwulst (*T*) das Maxillare und Praemaxillare etwas nach vorn (Abb. 24 *a-b*), die gleiche Bewegung bewirkt der Unterkiefer mit Hilfe des Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (*La*). Bei weiterem Senken des Unterkiefers geht das Maxillare jedoch an der Unterkieferspitze vorbei und stülpt das Praemaxillare maximal aus (Abb. 24 *b-c*). Die Kraft, die dies bewirkt, kann also unmöglich am lateralen Teil des Maxillare angreifen; es zeigt sich, dass auch hier wieder ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius die Ursache der Wirkung ist. Das Ligament inseriert hier jedoch im Gegensatz zu *Perca* an einem Fortsatz *q* des Maxillare, der über dem Drehpunkt (*p*) zwischen Maxillare und Palatinum hinausragt. Beim Mundöffnen zieht das Lig. max.-mand. posterius diesen Fortsatz caudad; der laterale Teil des Maxillare, jenseits des Drehpunktes, bewegt sich dabei nach vorne (Abb. 24 *b-c*). Dabei wird das Praemaxillare gezwungen, nach vorne zu treten, nicht weil, wie bei *Perca* (S. 12) oder *Zeus* (S. 60) ein Druck auf seinen medianen Fortsatz ausgeübt wird, sondern weil das laterale Ende des Maxillare es vorwärts schiebt.

Aber nicht nur das Ligamentum max.-mand. posterius kann einen Zug auf dem Processus *q* des Maxillare ausüben. Auch ein kleiner Muskel (Abb. 24c, *Mm*) entspringt hier. Dieser verläuft zum Unterkiefer und inseriert gleich neben dem Musculus

adductor mandibulae. Dieser Muskel muss im Stande sein, Maxillare und Praemaxillare unabhängig vom Senken des Unterkiefers auszustülpen. Es ist zu erwarten, dass es durch Beobachten lebender Exemplare von *Ammodytes* gelingen wird, eine solche Ausstülpung ohne Senken des Unterkiefers festzustellen. Ich hatte keine Gelegenheit dies zu kontrollieren; in der Gefangenschaft sterben die Tiere sofort. Den beschriebenen Muskel könnte man *Musculus maxillo-mandibularis* nennen. Ich fand ihn nur erwähnt bei SOUCHÉ (1932), wo er „Portion maxillaire superficielle de l'adducteur de la mandibule“ heisst.

Er identifiziert ihn also mit der Muskelpartie  $A_1$  von VETTER. Nach den Angaben von SOUCHÉ inseriert er am Quadratum, und nicht am Unterkiefer; das stimmt jedoch m.E. nicht. – Nur bei *Cyprinus* besteht ein Muskel mit einer ähnlichen Lage und Wirkung (Abb. 18, S. 27). Dieser inseriert aber am Quadratum und am Unterkiefer, er wird von VETTER als Derivat des *Musculus adductor mandibulae* aufgefasst. Vielleicht trifft dies (wie SOUCHÉ annimmt) auch für den *Musculus maxillo-mandibularis* zu.

Bei *Ammodytes* erfolgt das Schliessen der Kiefer beim Heben des Unterkiefers durch den *Musc. adductor mandibulae*. Er faltet dabei Maxillare und Praemaxillare zusammen, vielleicht spielen auch dehnbare Membranen eine geringe Rolle. – Eine m.E. völlig unrichtige Beschreibung des Kiefermechanismus von *Ammodytes* gibt THILO (1920). Dieser Autor vergleicht der Unterkiefer mit der Schubkurbel einer Dampfmaschine und das Praemaxillare mit der Schubstange. Aus der Darstellung geht jedoch hervor, dass der Verfasser die Wirkung dieser Teile gar nicht verstanden hat. Er sagt z.B.: „Der Vorkiefer . . . ist

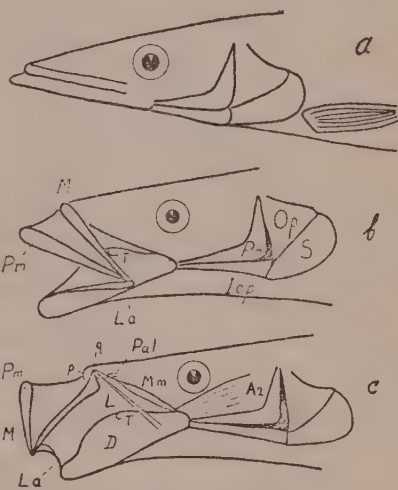


Abb. 24. *Ammodytes tobianus* L., (a) mit geschlossenem, (b) mit halb geöffnetem, (c) mit weit geöffnetem Mund. Mm = *Musculus maxillo-mandibularis*. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1. Erklärung im Text.

am Unterkiefer befestigt, und jedesmal, wenn das Maul sich öffnet, wird er nach vorne gezogen." Dabei würde das Praemaxillare von der Spitze des Unterkiefers mitgeführt, und die drehende Bewegung des Unterkiefers in eine schiebende Bewegung des Praemaxillare umgesetzt. Die Sache ist aber, wie wir gesehen haben, weniger einfach!

Der geöffnete Mund von *Ammodytes* bildet eine gewaltige Reuse. Welche Bedeutung dies für das Tier hat, ist unklar. THILO gibt an, der Reusenmund spiele beim blitzschnellen Eingraben des Tobiasfisches in den Sand eine Rolle, sagt aber nicht, um welche Rolle es sich handelt.

Für Planktonfang scheint die Einrichtung nicht ungeeignet, anscheinend ernährt sich die Art jedoch nicht von Plankton, sondern von grösseren Tieren, Jungfischen, Krebsen und Würmern (E. W. MOHR, 1929).

#### MUGIL CAPITO CUV. (Abb. 25).

Das Praemaxillare übt die Funktion des Oberkiefers aus. Das Senken des Unterkiefers verursacht auch hier Bewegungen von Maxillare und Praemaxillare. Ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius ist nicht vorhanden. Ein Lig. max.-mand.

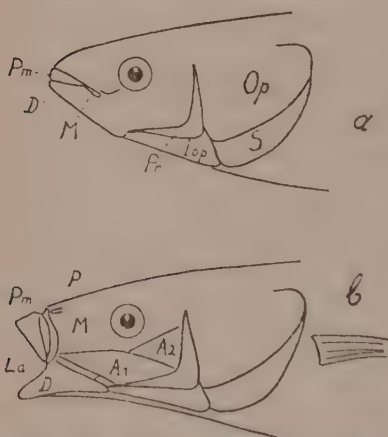


Abb. 25. *Mugil capito* Cuv., (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

anterius (*La*) verbindet jedoch die lateralen Teile von Maxillare und Praemaxillare mit dem Processus coronoideus. Beim Senken des Unterkiefers werden Maxillare und Praemaxillare also vom Processus coronoideus nach vorn gedreht (Abb. 25 a-b). Das Ligament ist nicht dehnbar – ist ein gewisser Öffnungsgrad erreicht, so werden, bei weiterem Senken des Unterkiefers, Maxillare und Praemaxillare senkrecht ventrad gezogen. Dabei stülpt sich das

Praemaxillare in genau derselben Weise aus, die in Abb. 9 bei *Perca* dargestellt ist: das Praemaxillare gleitet ventrad und rostrad über einem Kamm des Mesethmoid. Bei *Perca* war



dieses Moment Nebensache, bei *Mugil* ist es dagegen die einzige Ursache der Ausstülpung. Das Senken von Maxillare und Praemaxillare wird zugelassen von dehnbaren Ligamenten zwischen Maxillare und Palatinum, sowie zwischen Praemaxillare und Ethmoid. Das erste Ligament zieht Maxillare und Praemaxillare beim Schliessen des Mundes dorsad, das zweite führt dabei das Praemaxillare caudad und hebt so die Ausstülpung wieder auf.

Schliesst sich der Mund, dann werden Maxillare und Praemaxillare beim Heben des Unterkiefers vom Ligam. max.-mand. anterius mitgeführt, aber auch direkt angezogen durch eine Sehne, die von dem oberflächlichen Teil  $A_1$  des Musc. adductor mandibulae ausgeht; diese inseriert hier nicht, wie bei *Perca*, am medianen, sondern am lateralen Teil des Maxillare (Abb. 25b).

So wird eine sehr kräftige Schliessbewegung der Kiefer ermöglicht. Die tieferen Schichten des Musculus adductor mandibulae verlaufen zum Unterkiefer. Die Zähne von Unter- und Zwischenkiefer sind klein und scharf, die kurzen Kiefer haben einige Ähnlichkeit mit einer Kneifzange.

*Mugil* ernährt sich von hartschaligen Tieren (Mollusca, Crustacea). Die kurzen, kräftigen Kiefer sind sehr geeignet zum Abbeissen und Zerbeissen harter Nahrung.

#### GADUS MORRHUA L. (Abb. 26).

Dem Unterkiefer steht das stark bezahnte Praemaxillare gegenüber. Die medianen Teile von Maxillare und Praemaxillare liegen nicht auf dem Mesethmoid, wie es sonst meistens der Fall ist, sondern sind weit rostrad verschoben. Das stark rostrad verlängerte Nasale ( $N$ ) trägt das Praemaxillare, das Palatinum das Maxillare. <sup>1)</sup> Das Maxillare ist bei  $p$  (Abb. 26b) beweglich mit dem Palatinum verbunden, das Praemaxillare bei  $x$  mit dem Nasale. Ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius ( $L$ ) verläuft vom Unterkiefer hinauf und inseriert bei  $t$  hinten auf dem Maxillare. Die Vorgänge beim Öffnen und Schliessen des Mundes wurden in den wesentlichen Zügen schon von HOLMQVIST (1911) beschrieben. Senkt sich der Unterkiefer, so zieht

<sup>1)</sup> Die Praemaxillaria sind durch gekreuzte, nicht dehnbare Ligamente mit den Palatina verbunden, die Maxillaria mit dem Mesethmoid; siehe die Abb. bei BROOKS (1885) und HOLMQVIST (1911).

das Ligament das Maxillare nach vorn, bis *L* gestreckt ist, und *p*, *t* und *L* in einer Linie liegen (Abb. 26*b*). Dabei dreht sich das Maxillare etwas um seine Längsachse und übt bei *q* einen Druck in oraler Richtung auf das Praemaxillare aus, das sich gleichfalls um sein Gelenk *x* nach vorn dreht. Bewegt sich das Maxillare beim Schliessen des Mundes wieder nach hinten, so wird auch

das Praemaxillare (bei *q*) wieder caudad gezogen. Diese Bewegung kommt ebenfalls unter Einwirkung des Ligamentum maxillo-mandibulare posterius zustande. Die oberflächliche Partie *A*<sub>1</sub> des Musculus adductor mandibulae inseriert an diesem Ligament, ihre

Sehnensfasern laufen durch dieses hinauf zum Maxillare. *A*<sub>1</sub> verläuft etwa horizontal – es zieht beim Schliessen des Mundes also das Ligament in der Mitte caudad. Das Resultat ist, dass gleichzeitig der Unterkiefer nach oben und das Maxillare caudad gezogen wird, *A*<sub>1</sub> zieht also durch eine Zweiteilung

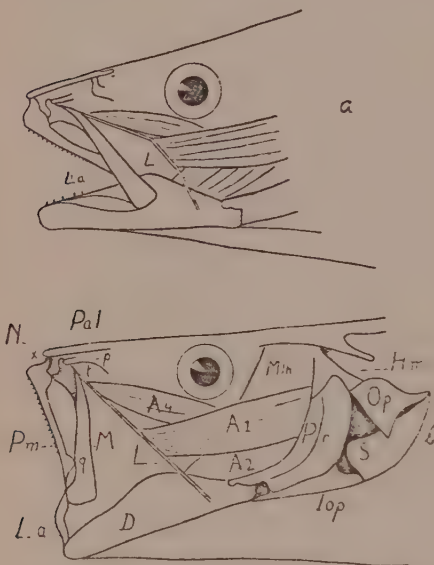


Abb. 26. *Gadus morrhua* L.. (a) mit halb geöffnetem, (b) mit weit geöffnetem Mund. *A*<sub>1</sub> = Musculus pterygo-maxillaris; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

seiner Kraft zwei Skeletteile nach sehr verschiedenen Richtungen. Hierin weicht *Gadus* in eigentümlicher Weise von *Perca* ab. Dort wäre eine vollkommene Vereinigung der Sehne des *A*<sub>1</sub> mit dem Ligamentum maxillo-mandibulare unmöglich, weil das Ligament das Maxillare um die Längsachse orad, *A*<sub>1</sub> es dagegen caudad dreht. Bei *Gadus* fehlt dieser Antagonismus, das Ligament zieht beim Öffnen des Mundes das Maxillare mit Hilfe des Unterkiefers rostrad, beim Schliessen des Mundes mit Hilfe des *A*<sub>1</sub> caudad.

Beim Schliessen des Mundes kann noch ein zweiter Muskel das Maxillare zurückziehen: der Musculus pterygo-maxillaris (*A*<sub>4</sub>).

Dieser verläuft vom Hyomandibulare fast horizontal unter der Augenhöhle zum medianen Teil des Maxillare, wo er unten, an der *Innenseite* inseriert (Abb. 26). Der Name (JOURDAIN, 1878) ist also, wie schon HOLMQVIST (1911) bemerkte, unrichtig. Letzterer schlägt vor, den Muskel, der VETTER'schen Nomenklatur entsprechend,  $A_1$  zu nennen, weil er zwischen  $A_2$  und  $A_3$ , den zwei tieferen Schichten des Musculus adductor mandibulae liegt und wohl von diesen abgeleitet werden muss. Die Wirkung dieser Muskelpartie besteht offenbar in einem Zurückdrehen des Maxillare um die Längsachse *beim Schliessen* des Mundes. Diese Aufgabe kann  $A_1$  nicht lösen, denn dieser Muskelteil inseriert (mit Hilfe von  $L$ ) an der *Aussenseite* des Maxillare, und  $L$  verursacht eben das Drehen *beim Öffnen* des Mundes.

Das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius ( $La$ ) ist bei *Gadus* gleichfalls stark entwickelt. Es verbindet als dicker, elastischer Knorpelstab Maxillare und Unterkiefer, überträgt aber die Bewegungen des Unterkiefers beim Öffnen des Mundes nicht auf das Maxillare, wie JORDAN (1918) angibt, sondern wird von beiden passiv bewegt, bei geöffnetem Mund bleibt es schlaff und bewirkt eine seitliche Verbreiterung des Mundes.

*Gadus* ist ein Raubfisch, der sowohl pelagische Fische wie Grundformen jagt, aber auch Crustacea usw. aufnimmt, also wenig spezialisiert ist.

#### ANARRHICHAS LUPUS L. (Abb. 27–28).

Das Cranium des Seewolfs weicht in der Form ziemlich stark von den bisher besprochenen Fischen ab. Der Kopf ist schmal, kurz und hoch gebaut. Dies hängt mit der Ernährung zusammen, die Art ist auf Conchiphagie eingestellt. Die hartschalige Nahrung wird zwischen breiten platten Mahlzähnen zerkaut, die auf Dentale, Palatinum und Vomer sitzen. Das Kauen ist bei den Fischen nicht sehr häufig, die schwebenden Oberkieferteile sind dafür auch ungeeignet. Bei *Anarrhichas* sind Maxillare

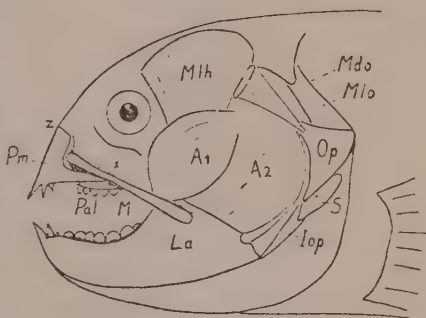


Abb. 27. *Anarrhichas lupus* L. Seitliche Ansicht der Kiefer und der Kiefermuskulatur. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

und Praemaxillare dementsprechend ausgeschaltet; das Vomer bildet, zusammen mit den Palatina eine, mit Kauzähnen besetzte Fläche. Das Dentale ist stark nach innen gebogen, damit seine Mahlzähne mit denen auf dieser Fläche korrespondieren. Auf S. 20

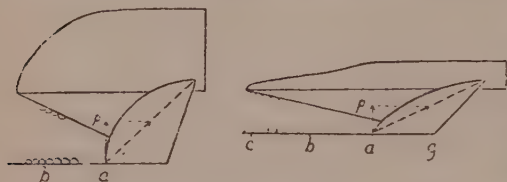


Abb. 28. Schematische Darstellung der Kiefer und des Musc. adductor mandibulae von *Anarrhichas* (links) und *Esox*. Die Längsachse des Muskels ist durch eine unterbrochene Linie wiedergegeben. Es zeigt sich, dass die vertikale Komponente ( $p$ ) der vom Muskel ausgeübten, hebenden Kraft bei *Anarrhichas* grösser ist, weil der Muskel stärker vertikal steht. Diese vertikale Lage des Muskels ist möglich, weil der Kopf sehr hoch gebaut ist. Die horizontalere Lage des Muskels bei *Esox* ist bedingt durch den schlanken Bau des Tieres, das, in Gegensatz zu *Anarrhichas*, auf Schnelligkeit eingestellt ist.

Weiterhin zeigt sich, dass die Kraft, die ein bestimmter Teil des Kiefers ausübt, desto kleiner ist, je grösser sein Abstand vom Ansatz des Musc. adductor mandibulae wird. Wenn die Kraft bei  $a = p$  ist, so ist die Kraft bei  $b = \frac{1}{2} p$  und bei  $c = \frac{1}{3} p$ . Es bedeutet also für *Anarrhichas* einen Vorteil, dass seine Molaren, die harte Nahrung zerbrechen müssen, sich auf den hinteren Teilen der obendrein kurzen Kiefer beschränken. Sind die Kiefer lang, wie bei *Esox*, so wird die Greifweite erhöht, die Kraft aber verringert. Entsprechend dem Kieferbau ist bei der Lebensweise von *Esox* die Greifweite, bei *Anarrhichas* dagegen die Beisskraft der Kiefer der wichtigste Punkt.

Diese Kieferverhältnisse bieten bei der Lebensweise von *Anarrhichas* beträchtliche Vorteile, der „rückläufige“ Prozess bedeutet eine Anpassung an die Conchiphagie. Diese Vorteile sind: 1. Das Palatinum und Vomer sind druckfester als Maxillare und Praemaxillare. Zum Greifen der Nahrung sind die vorderen Elemente geeigneter, dagegen ist zum Kauen harter Nahrung

wurde besprochen, dass man die Zusammenarbeit Dentale – Palatinum als primitiv bezeichnen kann, und dass eine Evolution der Kiefer denkbar ist, welche von diesem Zustande dahin führt, dass das Praemaxillare die Oberkieferfunktion übernimmt. Auch *Anarrhichas* wäre also in dieser Hinsicht primitiv. Das ist aber ziemlich unwahrscheinlich, denn bei den nächsten Verwandten, den *Blenniidae*, steht der Unterkiefer vollkommen dem Praemaxillare gegenüber. Das „ursprüngliche“ Verhältnis von Dentale und Palatinum ist bei *Anarrhichas* wahrscheinlich später erworben, nach unserer Vorstellung also infolge eines rückläufigen Prozesses.



das, dem Neurocranium fest angefügte Palatinum brauchbarer. 2. Das Palatinum ist vom Kiefergelenk nicht so weit entfernt als das Praemaxillare, der *Musc. adductor mandibulae* kann daher hierauf einen grösseren Druck ausüben (Vergl. Abb. 28.).

Ausserdem ist der ganze Bau des Cranium an das Zerbeißen harter Nahrung angepasst. In Abb. 28 ist zum Vergleich *Esox* herangezogen. Dabei zeigt sich, dass die Kiefer von *Anarrhichas* relativ kurz sind, dass der *Musc. adductor mandibulae* mehr vertikal steht; ausserdem ermöglicht die hohe, schmale Form des Cranium eine gewaltige Entwicklung dieses Muskels.

Das Praemaxillare trägt lange, scharfe Kegelzähne und steht der Unterkiefer Spitze, die ebenso bewaffnet ist, gegenüber. Diese vorderen Zähne werden wahrscheinlich zum Ausgraben oder Losreissen der hartschaligen Nahrung benützt. Auch dazu ist eine grosse Festigkeit nötig, und dementsprechend sitzt das Praemaxillare mit einer breiten Gelenkfläche am Neurocranium fest (Abb. 27, z). Es kann nur wenig bewegt werden: die Zähne drehen sich beim Öffnen des Mundes etwas nach vorn, beim Schliessen des Mundes wieder zurück. Diese Bewegung wird auch hier vom Maxillare verursacht. Kommt der *Processus coronoideus* beim Senken des Unterkiefers nach vorn, so dreht sich das Maxillare, das damit beweglich verbunden ist (*La*), ebenfalls nach vorn (Drehpunkt am Palatinum). Es schiebt nunmehr bei *x* das Praemaxillare rostrad, dies dreht beim Punkte *z* und richtet die Zähne nach vorne. Der *Musculus adductor mandibulae* schliesst den Mund; wie schon erwähnt ist er beim Seewolf massig entwickelt; durch eine stark ausgeprägte Tropibasis wird für ihn am Schädel Platz geschaffen. Die tieferen Teile des Muskels inserieren am Unterkiefer, die oberflächliche Schicht *A<sub>1</sub>* endet rostrad in einer sehnigen Masse, die sich teilweise an das Maxillare, teilweise an den Unterkiefer anheftet.

#### LOPHIUS PISCATORIUS L. (Abb. 29–34).

Bei dieser Art stossen wir auf die Schwierigkeit, dass es nur ausnahmsweise gelingt, das Tier lebend zu erhalten; die Nahrungsaufnahme ist anscheinend in Gefangenschaft nur einmal beobachtet worden (CHADWICK, 1929). Ich konnte wenigstens etwas von der Atmungsbewegung und Ruhehaltung eines erwachsenen *Lophius* sehen, der nach 2 Tagen leider einging. Nach den Angaben von CHADWICK liegt *Lophius* bei der

Jagd still am Boden, und „angelt“ mit den Kopfstacheln, d.h. er bewegt sie hin und her. Kommt ein nahrungssuchender Fisch näher, so öffnet sich das gewaltige Maul von *Lophius*, und saugt Wasser, und dabei manchmal auch die Beute ein. Das Tier soll

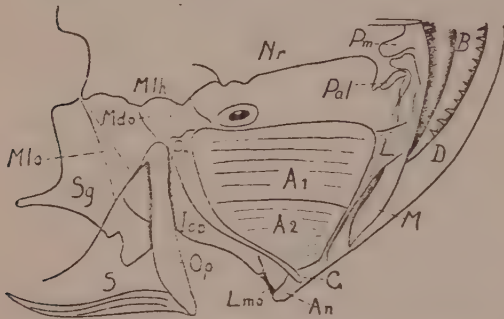


Abb. 29. *Lophius piscatorius* L. Dorsale Ansicht der rechten Kopfhälfte. Ruhelage der Kiefer. Nr = Neurocranium. B = Buccalmembran. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

sich dabei nicht vom Boden erheben, der Körper liegt zum Teil im Schlamm begraben. Das Öffnen des Mundes und die Vergrößerung der Mundhöhle wird hier aber in ganz anderer Weise erreicht als in den bisher beschriebenen Fällen. Das zeigt sich sofort, wenn man einen *Lophius* in

Ruhehaltung (Abb. 29) beobachtet. Der Kopf ist dann breit und platt (Abb. 30a); der „Buccal-Komplex“ (Hyomandibulare und Arcus palatini) liegt seitlich, maximal gehoben, und die Kiefergelenke liegen möglichst weit von einander entfernt, was wir bisher nur beim extrem geöffneten Fischmaul feststellten (Vergl. Abb. 12). Wenn der Mund geöffnet wird, senkt sich der Buccal-Komplex, und die Kiefergelenke werden einander genähert (Abb. 30 a-b); gerade diese Bewegung sahen wir bei anderen Fischen beim Schliessen des Mundes!

Jetzt ist schon deutlich, dass Muskeln, die z.B. bei *Perca* den Mund öffnen, bei *Lophius* zum Schliessen dienen müssen, und umgekehrt. Bei diesem Senken, Adduzieren des Buccal-Komplexes wird der Mundinhalt bei *Lophius* gewaltig vergrößert. Bei *Perca* wurde dies gerade beim Heben des Buccal-Komplexes erreicht. Wie das beides möglich ist, zeigt Abb. 30.

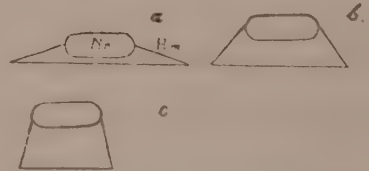


Abb. 30. *Lophius piscatorius* L. Schematischer Transversalschnitt durch die Mundhöhle; Erklärung im Text. Nr = Neurocranium, Hm = Hyomandibulare.

Da sehen wir einen schematischen Transversalschnitt der Mundhöhle, der das Hyomandibulare trifft. Bewegt sich das *Hm* aus der Lage (a) in die Lage (c), so kommt ein Moment, wo der Inhalt der Mundhöhle am grössten ist, nämlich, wenn die Lage (b) erreicht wird. Also: In Lage (a) ergibt sich aus dem Senken der Hyomandibularia eine Vergrösserung der Mundhöhle (stimmt überein mit *Lophius*), bei Lage (c) ergibt Heben der Hyomandibularia Vergrösserung der Mundhöhle (stimmt überein mit *Perca*). Der Unterschied im Mundinhalt ist zwischen (a) und (b) viel grösser als zwischen (c) und (b).

Darum wird der Wasserstrom, der beim Öffnen des Mundes auftritt, bei *Lophius* relativ stärker sein als bei *Perca*, dementsprechend ist auch die Saugkraft des Mundes bei *Lophius* viel wichtiger! – Aus dem Senken des Buccal-Komplexes beim Öffnen des Mundes erschen wir, dass der Musc. adductor hyomandibularis et arcus palatini bei *Lophius* hieran beteiligt sein muss, während der Musc. levator

hyomandibularis (der sehr klein ist, Abb. 29) beim Schliessen des Mundes in Wirksamkeit tritt.

Während des Senkens des Buccal-Komplexes beim Mundöffnen wird das Neurocranium (mit den Oberkiefern, gehoben (Abb. 30 a-b, 31 a-b). Dieses Heben der Oberkiefer ersetzt bei *Lophius* das Senken des Unterkiefers. Dieser kann nicht gesenkt werden, denn er liegt fortwährend am Boden.

An diesem Heben des Neurocranium beteiligt sich die Körpermuskulatur. Bei *Perca* erwähnten wir, dass der Musculus sterno-

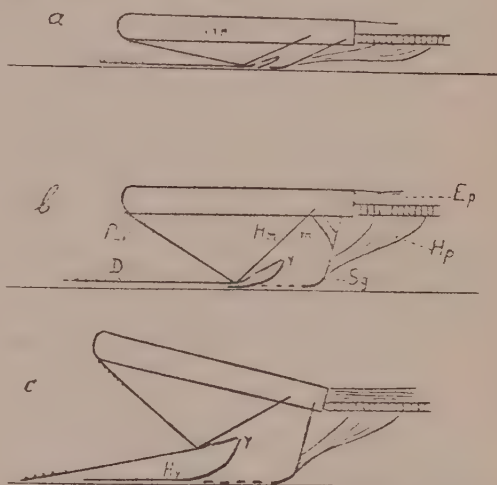


Abb. 31. *Lophius piscatorius* L. Schematische Darstellung der Öffnungsbewegung des Mundes. Erklärung im Text. Nr = Neurocranium. Ep = epaxonische Körpermuskulatur. Hp = hypaxonische Körpermuskulatur. m = ein Muskel, der den Schultergürtel orad ziehen kann. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

hyoideus den Unterkiefer (mittels Hyale und Interoperculum) senkt, und dabei unterstützt wird von der hypaxonischen Körpermuskulatur, die den Schultergürtel caudad zieht. Auch bei *Lophius* wird der Gürtel hierbei von einem Derivat der hypaxonischen Körpermuskulatur caudad gezogen (Abb. 31*b*, *Hp*). Das Resultat ist, das sich der Gürtel aufrichtet, er hebt dabei das Neurocranium (Abb. 31 *a-b*). Nunmehr ruht dieses auf dem Schultergürtel, der mit Hilfe der Extremitäten fest auf dem Boden steht, und kann von der epaxonischen Körpermuskulatur (Abb. 31*b*, *Ep*) weiter gehoben werden (Abb. 31 *b-c*). Ein Gelenk zwischen dem Cranium und dem ersten freien Wirbel



Abb. 32. *Lophius piscatorius* L. (a) Rückseite des Neurocranium mit walzenförmiger Gelenkfläche. (b) Vorderseite des 1. Wirbels mit entsprechender Gelenkgrube. (c) 2. Wirbel von caudal.

(Abb. 32) ermöglicht eine Drehung des Neurocranium der Wirbelsäule gegenüber. Dieses Aufwärtsdrehen des Cranium muss der Komplex von Hyomandibulare und Arcus palatini mitmachen, also dreht sich

auch das Kiefergelenk etwas dorsad, es kommt vom Boden frei. Jetzt kann sich der Unterkiefer etwas senken (Abb. 31*c*).

Dies Senken geschieht in der bekannten Weise durch das Interoperculum, das vom Hyale (bei *y*) mitgeführt wird. Das Angulare des Unterkiefers, an dem auch hier das Interoperculum verbunden ist, dehnt sich weit hinter das Kiefergelenk aus; es hemmt das Öffnen des Mundes, denn bei einem gewissen Öffnungsgrad stösst das Angulare gegen das Quadratum (Abb. 31*c*). Weiteres Heben des Cranium hat jetzt auch ein Heben der Unterkieferspitze zur Folge, denn der Mund kann ja einfach nicht weiter geöffnet werden. Die Greifweite des Unterkiefers wird durch diesen ganzen Prozess stark vergrössert, seine Spitze wird weit nach vorn geschoben; wir werden sehen, dass ein Ausstülpfen des Oberkiefers auch diesen nach vorn führen kann.

Das in Abb. 31*b* gezeichnete Zwischenstadium besteht natürlich nur theoretisch, die beschriebenen Bewegungen geschehen alle gleichzeitig. Über diese Bewegungen muss ich noch Folgendes bemerken:

Wenn der Schultergürtel in seine vertikale Stellung gezogen wird, so zieht er schon durch den Musc. sterno-hyoideus das



Hyale ebenfalls mit nach hinten. Der Zug, den das Hyale mit Hilfe des Interoperculum auf den Unterkiefer ausübt, setzt also gleichzeitig mit dieser Bewegung ein. Auch muss ich noch auf die gewaltige Inhaltsvergrößerung der Pharynxhöhle aufmerksam machen, welche sich beim Heben des Neurocranium ergibt. Auch die Kiemenhöhle beteiligt sich an der Inhaltsvergrößerung unter Entfaltung der gewaltigen Branchiostegalmembran. Diese Membran ist geschlossen; nur durch eine kleine Öffnung hinter der Extremität (Abb. 33) strömt das Wasser aus der Kiemenhöhle. Die Kiemen liegen ganz im Mundboden, die aufsteigenden Bogenteile tragen keine Kiemen. Einen Hinweis dafür, dass auch die Kiemenhöhle bei der Nahrungsaufnahme viel Wasser ansaugt, sehe ich in der Tatsache, dass sich bei zwei der untersuchten Exemplaren in der Kiemenhöhle je ein Plattfisch befand.

Besprechen wir jetzt die Bewegungen von Maxillare und Praemaxillare. Bei *Lophius* erfolgt beim Öffnen des Mundes automatisch ein Drehen des Maxillare und ein Vorstülpen des Praemaxillare.

Auch hier sind Unterkiefer und Maxillare verbunden durch ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius, das diese Bewegungen hervorruft, und, wie bei *Perca*, am Oberrand des Maxillare angeheftet ist (Abb. 34). Dass sich im vorliegenden Fall nicht der Unterkiefer vom Oberkiefer entfernt, sondern umgekehrt, macht gar keinen Unterschied. Das Maxillare dreht sich gegen das Palatinum um seine Längsachse. Dabei beschreibt

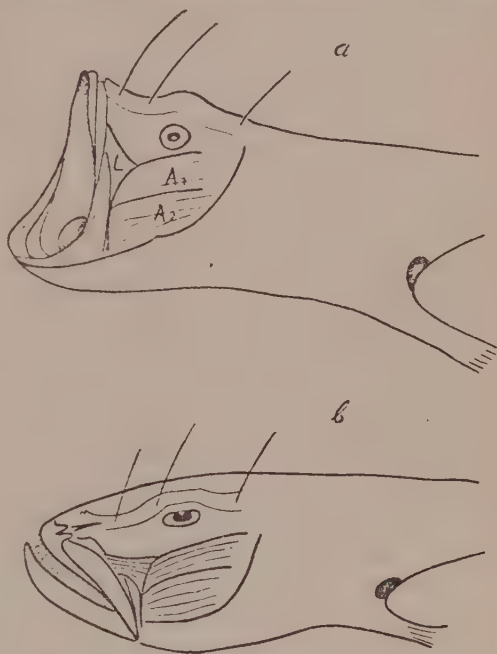


Abb. 33. *Lophius piscatorius* L., (a) mit weit geöffnetem Mund. (b) die Lage der Kiefer bei kräftigem Schliessen des Mundes.

der mediane Kopf des Maxillare einen Halbkreis nach vorne, wobei er das Praemaxillare rostrad stösst (Abb. 34 a-b). Bei erwachsenen Tieren befindet sich im Kopf des Maxillare eine Grube, worin in der Ruhe der mediane Fortsatz des Praemaxillare ruht; diese Grube ist dagegen bei jungen Exemplaren nicht vorhanden.

Beim einfachen Öffnen des Mundes wird das Praemaxillare bei *Lophius* niemals maximal vorgestülpt; dies erreicht man nur,

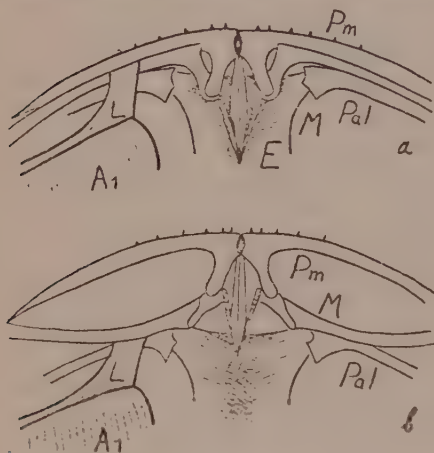


Abb. 34. *Lophius piscatorius* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparats, (a) in der Ruhelage, (b) mit (durch die Wirkung von  $A_1$ ) ausgestülptem Praemaxillare.  $E$  = Mesethmoid. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

wenn man den Zug, den der oberflächliche Teil  $A_1$  des Musc. adductor mandibulae auf  $L$  ausübt, nachahmt. Bei *Perca* zog dieser Teil  $A_1$  das vorgestülpte Praemaxillare caudad und war daher, in Gegensatz zu  $L$ , unten am Maxillare angeheftet. Bei *Lophius* ist jedoch die oberflächliche Partie  $A_1$  vollkommen mit  $L$  verwachsen; ihre Wirkung hebt die durch  $L$  verursachte Drehung nicht auf, sondern verstärkt sie. Daraus könnte man den Schluss ziehen, dass  $A_1$  im Gegensatz zu den anderen Teilen des Musc. adductor mandibulae,

beim Öffnen des Mundes wirksam ist, denn wir sahen das Vorstülpen bisher nur beim Öffnen des Mundes. Das ist jedoch unwahrscheinlich, ich machte eine Beobachtung woraus hervorgeht, das bei *Lophius* das maximale Vorstülpen des Praemaxillare mit Hilfe der Muskelpartie  $A_1$  eben beim Mundverschluss stattfindet.

Abb. 29 zeigt die Ruhelage eines *Lophius*. Der Mund ist dann nie geschlossen, weil der Unterkiefer das Praemaxillare nach vorn überragt. Reizt man jetzt das Tier, etwas mit den Zähnen zu ergreifen, so stülpt es das Praemaxillare nach vorn, bringt so die Zähne des Ober- und Unterkiefers übereinander und greift zu (Abb. 33b). Es ist also wahrscheinlich, dass der

ganze *Musc. adductor mandibulae*, auch  $A_1$ , zum Schliessen des Mundes verwendet wird; dabei zieht  $A_1$  aber das Praemaxillare nicht zurück, sondern verstärkt die beim einfachen Öffnen des Mundes erfolgte, geringe Ausstülpung (Abb. 33a), wodurch erreicht wird, dass die Zähne des Ober- und Unterkiefers, die in der Ruhe weit voneinander entfernt liegen, zusammenschlagen; dies ist für das Greifen der Beute natürlich unerlässlich.

Diese Ausstülpung wird erst aufgehoben, wenn der ganze *Musc. adductor mandibulae* erschlafft. Es gibt keine besonderen Muskeln oder dehnbaren Bänder, die das Praemaxillare zurückziehen, aber bei geschlossenem Mund treten Spannungen in den umgebenden Geweben auf, die es dem Maxillare und Praemaxillare unmöglich machen, die ausgestülpte Lage ohne Hilfe von  $A_1$  beizubehalten.

Ausser dem *Musc. adductor mandibulae* spielt, wie schon erwähnt, auch der allerdings schwach entwickelte *Musculus levator hyomandibularis* beim Schliessen des Mundes eine Rolle. Weiterhin besteht ein Muskel, der den Schultergürtel wieder in die Ruhehaltung zurückzieht (Abb. 31b, m).

Über die Atmungsbewegungen von *Lophius* machte ich die folgenden Beobachtungen. In der Ruhehaltung ist der Mund immer geöffnet, weil das Praemaxillare nicht ausgestülpt ist (Abb. 29). Daher spielt die *Valvula buccalis* (B, Abb. 29) eine wichtige Rolle, denn sie muss bei jedem Ausatmen den Mundspalt verschliessen (Vergl. Abb. 11). Atmungsbewegungen der Kiefer oder des Hyale habe ich nicht beobachtet, auch nicht wenn das Tier sich anstrengte. Immer war nur der gewaltig entwickelte Branchiostegalapparat in Bewegung.

#### CALLIONYMUS LYRA L. (Abb. 35).

Dem Unterkiefer steht das Praemaxillare gegenüber. Maxillare und Praemaxillare sind laterad (bei *La*, Abb. 35) innig mit dem *Processus coronoideus* des Unterkiefers verbunden. Wenn der Unterkiefer gesenkt wird, so dreht sich der *Proc. coron.* nach vorn, dabei wird das Maxillare einfach mitgeführt, und gleitet dann an der Innenseite des Praeorbitale (*Orb.*) entlang. Auch das Praemaxillare wird nach vorn geschoben, hierbei werden die zusammengefügt medianen Fortsätze, die bis zwischen den Augen auf dem Neurocranium liegen, zu einer rostralen Bewegung gezwungen. Dieser mediane Stiel der Praemaxillaria

ist etwas kreisförmig nach unten gebogen, und die Hülle, aus der er hervortritt, zwingt ihn, einen Kreisbogen rostrad und ventrad zu beschreiben. Das Resultat ist, dass die Mundöffnung dem

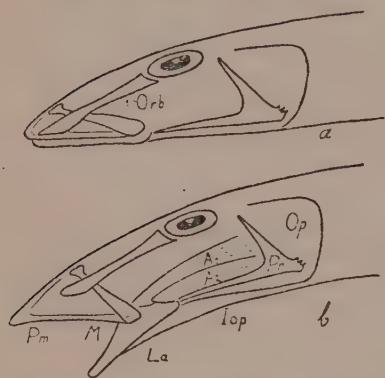


Abb. 35. *Callionymus lyra* L., (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund. Orb. = Orbitale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Boden zugewendet wird. Das Maxillare dreht sich nicht um die Längsachse, es umfasst den medianen Stiel der Praemaxillaria mit einer Gabel; diese zwei Gabeln der Maxillaria spielen beim Ausstülpen der Praemaxillaria keine Rolle, sondern bilden nur einen Ring, durch den der mediane Stiel der Praemaxillaria nach vorn gleiten kann. Beim Schliessen des Mundes wird der Processus coronoideus des Unterkiefers gehoben, das Maxillare dreht sich zurück, und der mediane Stiel des Oberkiefers wird wieder

in seine Hülle zurückgeführt. Die oberflächliche Schicht  $A_1$  des Musculus adductor mandibulae, der das Schliessen bewirkt, inseriert rostrad am Unterkiefer und am Maxillare. Die tieferen Schichten verlaufen nur zum Unterkiefer. Die Nahrung von *Callionymus* besteht aus kleineren Bodentieren (Mollusken, Crustaceen), die beim systematischen Absuchen des Bodens aufgefunden werden (STEVEN, 1930). Der Mund zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Saugrohr des Karpfens und anderen, im Schlamm wühlenden Fischen.

#### RHOMBUS MAXIMUS L. (Abb. 36-37).

*Rhombus* gehört zu den Plattfischen, deren Mund fast vollkommen symmetrisch ist. Eine genaue Beschreibung des Kopfskelettes findet man bei TRAQUAIR (1865). Dort werden einige geringe Abweichungen von der Kiefersymmetrie festgestellt; das linke Praemaxillare ist etwas länger, stärker gebogen und trägt etwas mehr Zähne als das rechte; dagegen ist das Dentale gerade an der rechten Seite schwerer, ebenso der mediane Kopf des Maxillare. Die Kieferbewegungen werden jedoch von TRAQUAIR nicht besprochen.



Vergleicht man die Abb. 36 *b* und *c* miteinander, so zeigt sich die Übereinstimmung zwischen links und rechts auch beim Öffnen des Mundes.

Nur die *Musc. adductores mandibulae* sind stark verschieden ausgebildet, auf der Blindseite findet sich ja auch viel mehr

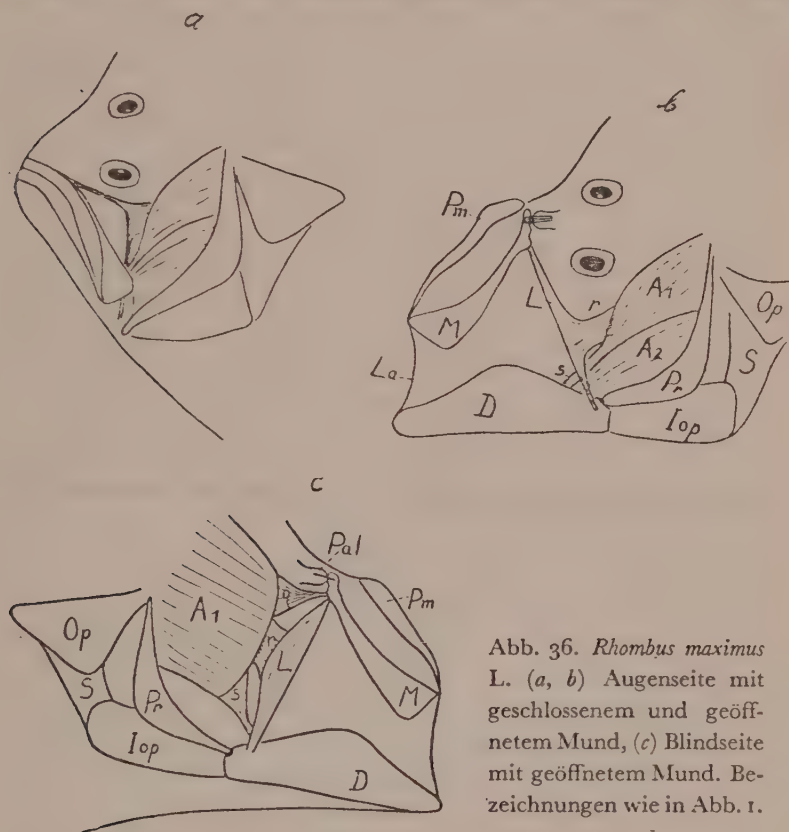


Abb. 36. *Rhombus maximus* L. (a, b) Augenseite mit geschlossenem und geöffnetem Mund, (c) Blindseite mit geöffnetem Mund. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Platz als auf der Augenseite. – Zuerst möchte ich diese letztgenannte Seite behandeln. (Abb. 36 *a–b*).

Beim Senken des Unterkiefers zieht hier wieder ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (*L*) das Maxillare rostrad, dreht es dabei etwas um die Längsachse und stülpt das Praemaxillare aus. Es inseriert an einem Tuberculum, das hinten auf dem medianen Teil des Maxillare sitzt; seine Wirkung erinnert an die, welche wir bei *Gadus* (S. 37) fanden. Wie dort, wird

hier das Ligament auch beim Schliessen des Mundes zum Zurückziehen von Maxillare und Unterkiefer benutzt. Die oberen Sehnenfasern der oberflächlichen Muskelschicht  $A_1$  heften sich an dieses Ligament (Abb. 36 *b*,  $r$ ). Die unteren Fasern ( $s$ ) sind

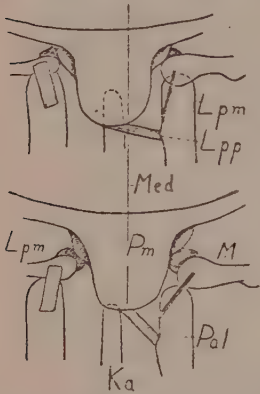


Abb. 37. *Rhombus maximus* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparats, (a) in der Ruhelage, (b) mit ausgestülptem Praemaxillare. Erklärung im Text. Med = Medianebene des Tieres. Ka = Kamm des Mesethmoid. Lpm = Ligamentum palato-maxillare. Lpp = Ligamentum palato-praemaxillare. Die übrigen Bezeichnungen wie Abb. 1.

nicht mit  $L$  verbunden, sondern verlaufen unter ihm zum Unterkiefer und heben diesen direkt, was die mit  $L$  verbundenen Fasern indirekt tun.

An der Blindseite (Abb. 36 *c*) ist die Sachlage etwas anders. Auch hier hat  $A_1$  mit Hilfe von Sehnenfasern ( $r$ ) Beziehungen zu  $L$  und zum Unterkiefer ( $s$ ). Ausserdem besteht noch ein Sehnenbündel ( $q$ ), das direkt oben an der Innenseite des Maxillare inseriert, und dies beim Schliessen des Mundes zurückdreht (vorallem um die Längsachse!)

Das Vorstülpen der Praemaxillaria beim Öffnen des Mundes erfolgt bei *Rhombus* im Wesentlichen auf die in Abb. 9 dargestellten Weise.

Die medianen Fortsätze der Praemaxillaria mit dem Rostrale gleiten bei einem ventraden Zug über den schräg ablaufenden Kamm des Mesethmoid genau rostrad. Dieser Kamm zeigt hier nämlich, wie bei *Perca* (in Gegensatz zu *Pleuronectes*, S. 54<sup>n</sup>) genau nach vorn.

Diese ausstülpende Bewegung verläuft

aber bei *Rhombus* nicht ganz symmetrisch. Das Praemaxillare rückt beim Vorstülpen ein wenig nach rechts, es dreht sich dabei jedoch nicht, sondern bleibt rostrad gerichtet. Wenn man den Apparat freiprepariert und von oben betrachtet (Abb. 37), ergibt sich, das die geringe seitliche Bewegung auf den Verhältnissen der Ligamente beruht, die die Bewegungen der Maxillaria und Praemaxillaria beschränken. Wenn sich die mit dem Rostrale fest verbundenen Medianfortsätze der Praemaxillaria beim Ausstülpen nach vorn schieben, müssen sie zwangsläufig nach rechts abweichen, da das hier einseitig entwickelte, undehnbare Ligamentum palato-praemaxillare (Lpp, Abb. 37) einen seitlichen Zug auf sie ausübt.

Hierbei bleibt das linke Maxillare ungefähr auf seinem Platz, das rechte kann etwas seitlich ausweichen, weil das Ligamentum palato-maxillare (*Lpm*, Abb. 37) hier länger, dünner und dehnbarer ist als links. Die übrigen Ligamente sind schwach entwickelt.

Es ist auffallend, dass diese geringe Bewegung des Maxillar-Apparates nach rechts, eine vollständige Symmetrie der Kiefer herstellt.

Das Praemaxillare befindet sich in der Ruhelage nämlich nicht ganz in der Medianebene (*Med*, Abb. 37), sondern weicht etwas nach links ab. Beim Öffnen des Mundes wird hier also eine Asymmetrie durch asymmetrische Verhältnisse berichtigt! Daraus ergibt sich, dass bei *Rhombus* eine sehr starke Neigung besteht um die Kiefersymmetrie zu erhalten. Dies hat seine biologische Bedeutung.

Die Nahrung von *Rhombus* besteht ausschliesslich aus Fischen, er ist der schlimmste Räuber unter den *Heterosomata*. Ein Raubfisch, der sich auf eine schnellschwimmende Beute stürzt, braucht eine Mundöffnung, die genau nach vorn gerichtet ist. Für den Friedfisch *Pleuronectes* z.B. ist es dagegen wertvoll, dass die Mundbewegung stark asymmetrisch ist und die Mundöffnung dadurch dem Boden zugewendet wird; zum Greifen freischwimmender Fische eignet sich dieser Zustand natürlich weniger.

#### PLEURONECTES PLATESSA L. (Abb. 38-40).

In Gegensatz zu *Rhombus* sind bei dieser Art auch die Kiefer stark asymmetrisch. Das zeigt sich aber erst richtig, wenn der Mund geöffnet ist, denn in geschlossenem Zustande liegen die Mundteile links und rechts etwa gleich (Abb. 40a), wenn auch in Form und Bezahnung Unterschiede bestehen. Aber sobald sich der Unterkiefer senkt, geht der Maxillarapparat nach der Blindseite herüber und die Mundöffnung wird stark seitlich nach links gerichtet (Abb. 40b). Hieran beteiligt sich nicht nur der Oberkiefer, sondern auch die Unterkieferspitze biegt nach links ab. Das scheint auf den ersten Blick sehr sonderbar, da wir bisher immer gefunden haben, dass der Unterkiefer sich nur auf und nieder bewegt; die Kiefergelenke lassen nur diese Bewegung zu. Das wird dadurch bedingt, dass die Achse, um die sich der Unterkiefer dreht und die durch die beiden Kiefergelenke verläuft, normalerweise mit der Medianebene des

Körpers einen rechten Winkel bildet. Dies ist jedoch bei *Pleuronectes* keineswegs der Fall. Das linke Kiefergelenk lag bei einem Ex. von 25 cm Länge 22 mm von der Kieferspitze entfernt, das rechte Kiefergelenk dagegen nur 19 mm. Die Kieferachse steht also schräg (Abb. 40,  $g-g'$ ), aber sie verläuft nicht nur schräg nach *hinten*, sondern auch nach *unten*, denn das linke Kiefergelenk liegt etwa 3 mm weiter dorsad als das rechte. Daher muss die Unterkieferspitze beim Senken aus der Medianebene abweichen und nach links herübergehen. So erklärt sich die asymmetrische Bewegung des Unterkiefers. Wie ist nun aber die Sachlage am Oberkiefer? Beim Senken des Unterkiefers wird auch hier durch

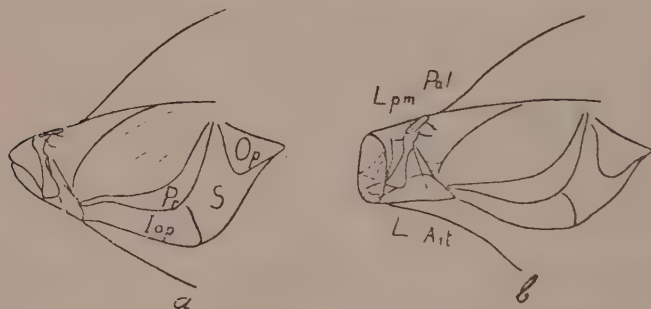


Abb. 38. *Pleuronectes platessa* L. Blindseite, (a) bei geschlossenem, (b) bei geöffnetem Munde. *Lpm* = Ligamentum palato-maxillare. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

ein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (*L*, Abb. 38-40) ein Zug auf die Maxillaria ausgeübt. Betrachten wir erst die linke, die Blindseite (Abb. 38).

*L* inseriert an einem Tuberculum hinten auf dem Maxillare. Senkt sich der Unterkiefer, so wird das Maxillare stark rostrad gedreht und ventrad gezogen. Hieraus ergeben sich folgende Resultate (Abb. 40 a-b):

1. Das Praemaxillare wird schräg nach links ausgestülpt, weil das Rostrale mit den medianen Fortsätzen des Praemaxillare, niedergedrückt vom Maxillare, über den schräg nach links verlaufenden Kamm des Mesethmoid nach vorn und links gleitet (in der gleichen Weise, die in Abb. 9 für *Perca* dargestellt ist, da aber ohne Abweichung nach links).

2. Das linke Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (*L*, Abb. 40) zieht den ganzen Maxillarapparat nach links.



Dieser letzte Vorgang lässt vermuten, daß an der rechten Seite kein Lig. maxillo-mandibulare posterius vorhanden ist, weil dies ja ein Abgleiten nach links verhindert. Trotzdem besteht auch rechts ein solches Ligament ( $L'$ , Abb. 40); beim Messen zeigt sich aber, dass es infolge seiner geringeren Entfernung vom Kiefergelenk beim Senken des Unterkiefers lange nicht so stark gespannt wird wie das der linken Seite.

Seine Wirkung ist daher gering, es zieht nur den Kopf des Maxillare am Palatinum entlang nach unten, verhindert aber nicht, dass das Maxillare gleichzeitig nach links abgleitet. Auch das rechte, sehr lange Lig. maxillo-mandibulare anterius ( $La$ , Abb. 39b) verhindert dieses Abgleiten nicht. Abgesehen von der Asymmetrie der zwei Ligamenta maxillo-mandibularia posteriora ist das Abgleiten der

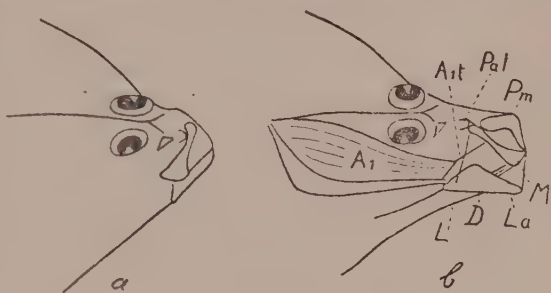


Abb. 39. *Pleuronectes platessa* L. Augenseite, (a) bei geschlossenem, (b) bei geöffnetem Mund. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Praemaxillaria nach links bedingt durch die Richtung, in der ein Ausstülpfen der Praemaxillaria überhaupt nur möglich ist; wie schon erwähnt, ist der Kamm des Mesethmoid, auf dem das Rostrale mit den an ihm befestigten medianen Fortsätzen der Praemaxillaria entlang gleitet, nach links gebogen ( $Ka$ , Abb. 40, vergl. *Rhombus*, Abb. 37). Das Ergebnis ist also, dass der geöffnete Mund einer *Pleuronectes*, deren Blindseite nach unten gewendet ist, automatisch auf den Boden gestülpt wird. Dies ist für das Genus, das sich vorwiegend von niederen Bodentieren ernährt, sehr wichtig. Bei *Solea* (S. 58) werde ich die Jagdweise ausführlicher besprechen.

Beim Schliessen des Mundes werden die Maxillaria links und rechts zurückgezogen durch eine Sehne des oberflächlichen Teiles des Musculus adductor mandibulae ( $A_1$ ), dessen tiefere Teile den Unterkiefer heben.

COLE und JOHNSTONE (1901) bestreiten das Bestehen einer Verbindung zwischen dem Musculus adductor mandibulae und

Maxillare an der Augenseite von *Pleuronectes*; sie geben an, nur an der Blindseite reiche eine Sehne des  $A_1$  zum Maxillare hinauf. Ich glaube aber deutlich zu sehen, dass ein Sehnenbündel von  $A_1$  rechts, zwar dicht am Unterkiefer entlang läuft, sich dort

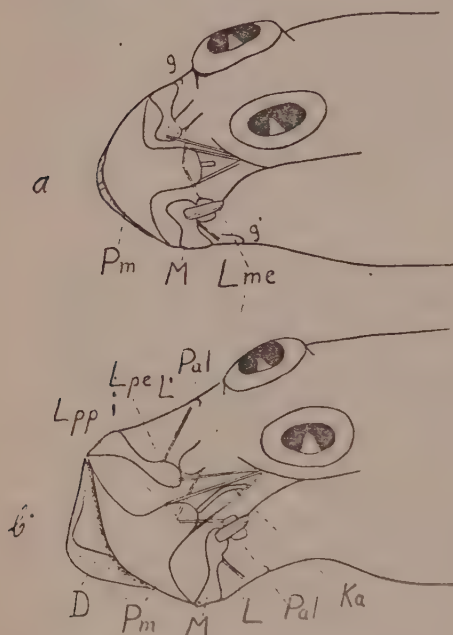


Abb. 40. *Pleuronectes platessa* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparates. a) bei geschlossenem, (b) bei geöffnetem Munde. L, L' = Ligamentum maxillo-mandibulare posterius, links und rechts. Lpe = Ligamentum praemaxillo-ethmoidale. Lpp = Ligamentum palato-praemaxillare. Lme = Ligamentum maxillo-ethmoidale. Ka = Kamm des Mesethmoid. g-g' = Kiefergelenke.

Die übrigen Bezeichnungen wie Abb. 1.

aber nicht anheftet, sondern am Maxillare inseriert ( $A_1t$ , Abb. 39b). Beim Schliessen des Mundes wird der Unterkiefer gehoben; er schiebt dabei auch die Oberkiefer in der Ruhelage zurück, in Zusammenarbeit also mit den zu den Maxillaria verlaufenden Sehnen des  $A_1$ . Auch die beim Öffnen des Mundes gedehnten Bänder, Ligamentum palato-maxillare, Lig. maxillo-ethmoidale und Lig. palato-praemaxillare ( $Lpm$ ,  $Lme$ ,  $Lpp$ , Abb. 40) ziehen Maxillare und Praemaxillare in die Ruhelage zurück.

COLE und JOHNSTONE geben auch eine Beschreibung der Wirkung des Kiefermechanismus von *Pleuronectes*. Sie sagen (richtig), die asymmetrische Bewegung beim Mundöffnen werde vom linken Lig. maxillo-mandibulare posterius verursacht.

L wird folgendermassen beschrieben: „A stout tendon arising in connection with the M. add. mandibulae, and the action of with tends to draw the jaws towards the eyeless side. This . . . tendon (is) not conspicuous on the ocular side”.

COLE und JOHNSTONE verwechseln das Ligamentum offenbar mit der Sehne von  $A_1$ ! Wie die „action“ des Ligamentum zu-

stande kommt, wird nicht näher gesagt, doch bekommt man den Eindruck, dass die Verfasser der Meinung sind, sie werde durch die Partie  $A_1$  des Musc. adductor mandibulae verursacht. Dies ist bestimmt unrichtig.  $A_1$  zieht die Kiefer zurück und hat gerade bei *Pleuronectes* keinerlei Beziehungen zum Ligamentum maxillo-mandibulare posterius. Das Verhältnis zwischen  $L$  und dem Unterkiefer, sowie den Antagonismus zwischen dem Ligament und dem zum Maxillare ziehenden Sehnenbündel von  $A_1$ , haben COLE und JOHNSTONE nicht erkannt. Daher ist ihre Beschreibung des Mechanismus unvollständig geblieben.

Eine Beschreibung seiner Wirkung finden wir auch bei JORDAN (1918); diese ist richtig, aber sehr kurz und nicht vollständig (wie dort auch angegeben wird).

#### SOLEA VULGARIS QUENSEL (Abb. 41-44).

Obgleich auch *Solea* wie *Pleuronectes* und *Rhombus* zur Gruppe der *Heterosomata* gehört, bestehen zwischen dieser Gattung und den übrigen Plattfischen wichtige anatomische Unterschiede. Auch die Kiefer und ihre Wirkung sind nur schwer mit den Verhältnissen zu vergleichen, die wir bei *Rhombus* oder *Pleuronectes* finden. Bei *Solea* besteht eine stärker ausgeprägte Asymmetrie, die ausserdem in ganz anderer Weise zum Ausdruck kommt, als bei den anderen Gattungen.

Wir können den Mund von *Solea* am besten durch die Feststellung kennzeichnen, dass die rechte und die linke Hälfte zwei Funktionen unter sich geteilt haben. Die Mundhälfte der Augenseite dient der Atmung, während die Blindseite im Dienst der Nahrungsaufnahme steht. Diese Differenzierung geht sogar so weit, dass die zwei Hälften in ihren Bewegungen voneinander ziemlich unabhängig sind. Wenn man eine ruhig atmende *Solea* beobachtet, so stellt man sofort fest, dass sie, bei vollkommen geschlossener „blinder“ Mundecke, den Mund mit Hilfe der Unterkieferhälfte der Augenseite seitlich öffnen und so Atemwasser einlassen kann. Wir wollen zunächst sehen, wie dies möglich ist. In erster Linie stellen wir fest, dass die Verbindung zwischen den beiden Unterkieferhälften ligamentös ist und alle möglichen Bewegungen zulässt. Auch das Kiefergelenk ist sehr locker, die Unterkieferhälften können sich sogar ziemlich weit um ihre Längsachse drehen. Bei der ruhigen Atembewegung dreht sich die rechte Unterkieferhälfte tatsächlich um eine Achse,

die Kiefergelenk und Kieferspitze (Abb. 41) verbindet. Ihr Saum (*s*) bewegt sich nach oben (d.h. über die Ebene der Zeichnung hinaus) – und lässt eine Öffnung frei (Abb. 41*b*). Diese

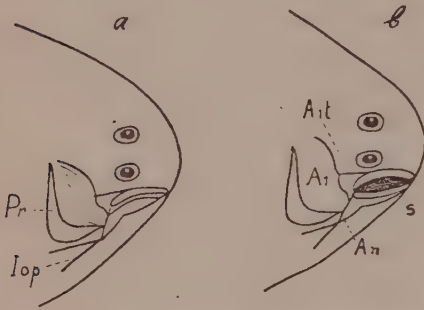


Abb. 41. *Solea vulgaris* Quensel. Augenseite, (a) bei geschlossenem Munde, (b) beim Einsaugen von Atemwasser. Bezeichnung wie Abb. 1.

Drehung wird durch einen, vom Interoperculum auf das Angulare (*An*) ausgeübten Zug verursacht. Dabei wird das Angulare nach hinten und nach unten (d.h. unter die Ebene der Zeichnung) gezogen, denn das Interoperculum liegt erheblich tiefer (weiter mediad) als der Unterkiefer. Beim Schliessen wird die rechte Unterkieferhälfte durch den Mus-

culus adductor mandibulae in die Ruhelage zurückgedreht. Das Maxillare und das mit ihm fast unbeweglich verbundene Praemaxillare (Abb. 42) folgen den Bewegungen des Unterkiefers.

Die Schicht *A<sub>1</sub>* des Musc. adductor mandibulae entsendet zwar eine Sehne zum Maxillare doch ist der Effekt gering. – Betrachten wir jetzt die linke, blinde Seite des Mundes. – Bewegen wir hier das Interoperculum caudad, so wird die linke Mundecke rüsselartig nach der Seite ausgestülpt, wird also, wenn das Tier auf der Blindseite liegt, senkrecht in den Boden gebohrt. An Hand der Abb. 44 lässt sich erläutern, wie diese Bewegung zustande kommt. Das Praemaxillare ist links sehr stark entwickelt, es wird nicht vom Maxillare „gesteuert“, sondern unmittelbar vom Unterkiefer. Laterad (bei *x*, Abb. 44) ist es sehr fest mit dem stark entwickelten Processus coronoideus des Unterkiefers verbunden. An der Schnauzenspitze (*y*) kann das Praemaxillare nicht vorgestülpt werden, seine Verbindungen dort lassen nur Drehungen zu. Zieht nun das Interoperculum bei *z* in caudaler Richtung, so muss sich *x* eigentlich einfach nach vorn verschieben. Das ist aber unmöglich, weil es vom Praemaxillare verhindert wird.

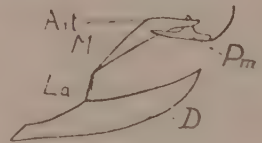


Abb. 42. *Solea vulgaris* Quensel. Lage der Kiefer an der Augenseite. Bezeichnungen wie Abb. 1.



Der Verbindungspunkt zwischen Praemaxillare und Unterkiefer,  $x$ , liegt bei *Solea* hinter der Verbindungslinie zwischen der Schnauzenspitze und dem Kiefergelenk ( $y-G$ ) und kann daher unmöglich zwischen diesen beiden nach vorn treten. Das würde ein Öffnen des Mundes überhaupt unmöglich machen, wenn nicht der Punkt  $x$  nach oben (d.h. über die Ebene der Zeichnung) auswich. Dieses Ausweichen ist möglich, weil sich die Unterkieferhälfte der Blindseite genau so wie rechts um eine Längsachse drehen kann, dabei wird  $x$  laterad bewegt, während  $z$  vom Interoperculum, das auch hier tiefer liegt, mediad und caudad gezogen wird. Ist der Punkt  $x$  seitlich ausgestülpt, so kann er sich auch nach vorn bewegen, und der ganze Unterkiefer wird normal gesenkt (Abb. 44b).



Abb. 43. *Solea vulgaris* Quensel. Blindseite, bei geschlossenem Munde. Li = Ober- und Unterlippen.

*Solea* kann also den Mund nur öffnen, wenn die blinde Mundecke zuvor ausgestülpt wurde. Dieser Teil des Mundes hat auch den Hauptanteil an der Nahrungsaufnahme, der ganze Unterkiefer ist bis auf einen Fortsatz ( $q$ , Abb. 44) der „blinden“ Hälfte unbezahnt. Dieser Fortsatz bildet die Spitze des Rüssels, der beim Öffnen des Mundes ausgestülpt wird, er stellt in physiologischem Sinne die Unterkieferspitze dar.

Das linke Praemaxillare, das ihm gegenübersteht, ist gleichfalls stark bezahnt, während das rechte sehr klein und zahnlos ist (Abb. 42).

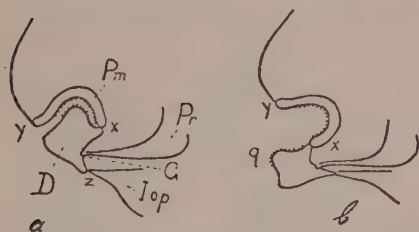


Abb. 44. *Solea vulgaris* Quensel. Die Lage der Kiefer an der Blindseite, (a) bei geschlossenem, (b) bei geöffnetem Munde. Bezeichnungen wie Abb. 1.

Das Maxillare der Blindseite ist sehr schwach, zu ihm zieht kein Ligamentum maxillo-mandibulare posterius und keine Sehne des *Musc. adductor mandibulae*. Es folgt nur den Bewegungen des Praemaxillare und stützt die Bindehaut, die beim

Vorstülpen des Rüssels gespannt wird.

Um die Bedeutung des eigenartigen Mundmechanismus bei *Solea* einigermaßen zu begreifen, müssen wir die Lebensweise des Tieres in unsere Betrachtung einbeziehen. In der Arbeit von

STEVEN (1930) finden wir die folgenden Einzelheiten. Die Nahrung besteht aus Bodentieren (Polychaeten, Mollusken, z.B.), und wird hauptsächlich nachts gesucht. Die Augen werden zum Absuchen des Bodens nicht benutzt, sie sind auch wenig beweglich. Während der Nahrungssuche drückt das Tier die Blindseite des Kopfes, die Tastorgane trägt, auf den Boden. Dabei würde die „blinde“ Mundecke, wenn sie sich an den Atmungsbewegungen beteiligte, nur Schlamm einsaugen – die erwähnte Differenzierung der Kiefer hat hier also eine spezielle Bedeutung!

Die „blinde“ Mundecke ist jedoch auf die Aufnahme von Nahrung aus dem Schlamm eingestellt, und wird dabei rüsselartig in den Boden gestülpt.

Vergleichen wir jetzt *Solea* mit *Pleuronectes*, der dieselbe Nahrung jagt, so könnte man bei oberflächlicher Beurteilung vielleicht zu der Auffassung neigen, *Solea* stelle eine höhere Anpassungsform dar, da bei *Pleuronectes* eine so weitgehende Differenzierung fehlt. Aus den verschiedenen Jagdarten ergibt sich jedoch, dass beide Formen nicht einfach verglichen werden können. Wie auch STEVEN sagt, erhebt *Pleuronectes* den vorderen Körperteil bei der Jagd vom Boden und richtet die Schnauzenspitze dann wieder etwas nach unten. Mit den Augen wird der Boden abgesucht (*Pleuronectes* ist auch kein Nachtier, wie *Solea*). Die Augen sind sehr beweglich und erheben sich wie drehbare Panzertürme über den Körper des Fisches. Der Mund ruht also bei der Nahrungssuche nicht auf dem Boden, eine Beschränkung der Atmung auf die Augenseite hätte hier also keinen Zweck. Bei der Nahrungsaufnahme wird der Kopf schräg nach unten gedreht und der Mund durch die beschriebenen, asymmetrischen Bewegungen ganz auf den Boden gestülpt.

Beide, sowohl *Solea* als auch *Pleuronectes* stellen nicht verschiedene Stufen einer mehr und mehr vollkommenen Reihe dar, sondern sind jede an ihre eigene Jagdweise gleichmäßig vollkommen angepasst; das gleiche gilt von *Rhombus*, der, wie wir schon sahen, als Raubfisch keinen asymmetrischen Mund gebrauchen kann.

#### ZEUS FABER L. (Abb. 45--47).

Diese Art ist wohl das klassische Beispiel eines Fisches mit vorstulphbarem Mund. Es ist mir jedoch nicht gelungen, im Schrifttum eine gute Beschreibung der Kiefermechanik zu finden. Die Kiefer von *Zeus* werden verhältnismässig nicht weiter nach vorn

gestülpt als bei vielen anderen Fischen; da jedoch der Kopf etwa ein Drittel des Körpers einnimmt, und die Mundöffnung sehr gross ist, fällt die Erscheinung hier besonders auf. Das Maxillare

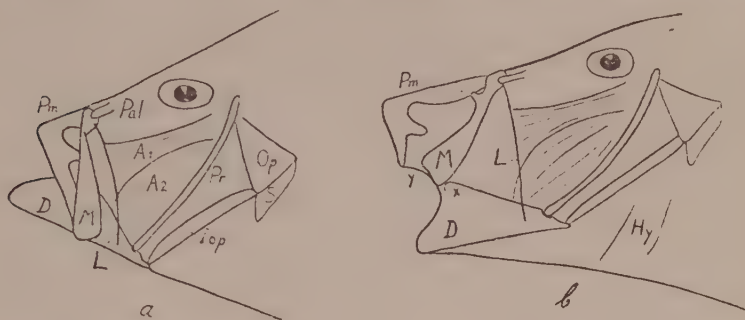


Abb. 45. *Zeus faber* L. (a) mit fast geschlossenem, (b) mit geöffnetem Mund. Bezeichnungen wie Abb. 1.

wird beim Mundöffnen von einem Knorpelwulst des Processus coronoideus (x, Abb. 45b) rostrad verschoben, und vom Ligamentum maxillo-mandibulare posterius (L) in der bekannten Weise rostrad gedreht. Gleichzeitig wird auch das Praemaxillare ausgestülpt. Dass es bei diesem Vorgang nicht einfach vom lateralen Teil des Maxillare nach vorn getragen wird (wie bei *Callionymus*, S. 47), ersehen wir schon aus der Tatsache, dass das Praemaxillare bei geöffnetem Mund laterad nicht auf dem Maxillare ruht, sondern weiter nach vorn ragt (Abb. 45b bei y).

Die Ausstülpung des Praemaxillare erfolgt durch den Druck der Maxillaria auf

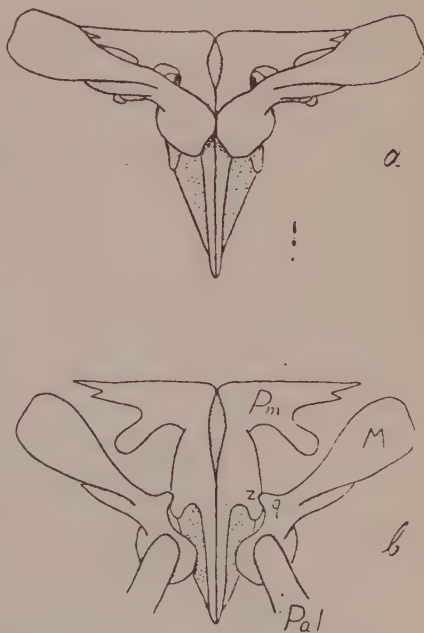


Abb. 46. *Zeus faber* L. Dorsale Ansicht des Maxillarapparates, (a) in der Ruhelage, (b) mit ausgestülptem Praemaxillare. Bezeichnungen wie Abb. 1.

die zusammen kegelförmigen medianen Fortsätze der Praemaxillaria. Dieser Kegel ist teilweise von Knorpel umhüllt (Abb. 46) und trägt an der Unterseite eine Längsrinne, die auf einen Kamm des Mesethmoid passt (Abb. 47); dieser gestattet nur ein rostrades, bzw. caudades Gleiten. Beim Öffnen des Mundes werden die Maxillaria laterad stark gehoben (zusammen mit dem ganzen

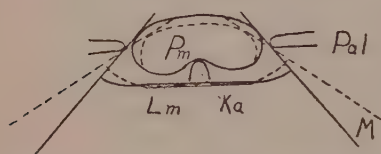


Abb. 47. *Zeus faber* L. Schematischer Transversalschnitt durch den Maxillarapparat, vor (—) und nach (---) dem Ausstülpen der Praemaxillaria. Wenn die Maxillaria (M) gehoben werden, drücken ihre mediad der Palatina liegenden Teile den Kegel der Praemaxillaria (Abb. 46) rostrad.  $K_a$  = Kamm des Mesethmoid.  $L_m$  = Ligamentum maxillare (vergl. Abb. 6). Die übrigen Bezeichnungen wie Abb. 1.

„Buccal-Komplex“) Sie drehen sich dabei um die Palatina (Abb. 47), ihre medialen Teile drücken also nach unten und zwingen den „Kegel“ der Praemaxillaria zu einer rostraden Verschiebung, stülpen also die Praemaxillaria aus. (Abb. 46 a-b, Abb. 45b). Dabei läuft der Fortsatz  $q$  (Abb. 46) des Maxillare, der eine kleine Rinne aufweist, am Flügel  $z$  des Praemaxillare entlang, und trägt das Praemaxillare ganz, wenn dies so weit nach vorn gedrückt ist, dass es nicht mehr auf dem Kamm des Meseth-

moid ruht. In dieser Haltung bilden die Kiefer eine gewaltige Reuse (Abb. 45b). Wie diese genau benutzt wird, ist mir nicht bekannt, doch scheint es mir wahrscheinlich, dass die grosse Saugkraft des Mundes bei der Jagd auf die ziemlich grossen Heringe, die ich im Magen von *Zeus* fand, eine Rolle spielt. Vielleicht ersetzt diese einen Mangel an Schnelligkeit, die Volumenzunahme der Mundhöhle beim Öffnen ist sehr erheblich. Dass ihm die Fische ins „aufgesperrte Maul“ schwimmen wie THILO (1920) angibt, scheint mir sehr fraglich, wie auch die Rolle der „Sperrvorrichtungen“, die dieser Autor beschreibt.

Die tieferen Schichten des Musculus adductor mandibulae schliessen den Mund durch Heben des Unterkiefers, während seine oberflächliche Schicht  $A_1$  durch ihre, am Ligamentum maxillomandibulare inserierten Sehnenfasern das Maxillare zurückzieht. Hierbei wird auch das Praemaxillare zurückbewegt, es wird hauptsächlich vom Unterkiefer in seine Hülle zurückgedrückt.



## EPIBULUS INSIDIATOR CUV. VAL. (Abb. 48—49).

Bei diesem Fisch hat die Ausstülpbarkeit der Kiefer eine sehr hohe Stufe erreicht; hier wird nicht nur das Praemaxillare, sondern auch der ganze Unterkiefer beim Öffnen des Mundes ausgestülpt. DELSMAN (1925) verdanken wir eine Beschreibung der Kiefer von *Epibulus*; in seiner Arbeit wird gezeigt, wie durch die Beweglichkeit des Quadratum das Kiefergelenk nach vorn geführt werden kann. Wie diese Bewegung jedoch beim Öffnen des Mundes zustande kommt und welche Wirkung die Kiefermuskulatur auf diesen Mechanismus ausübt, sagt DELSMAN nicht. Dr. J. VERWEY stellte mir ein in Alkohol konserviertes Stück

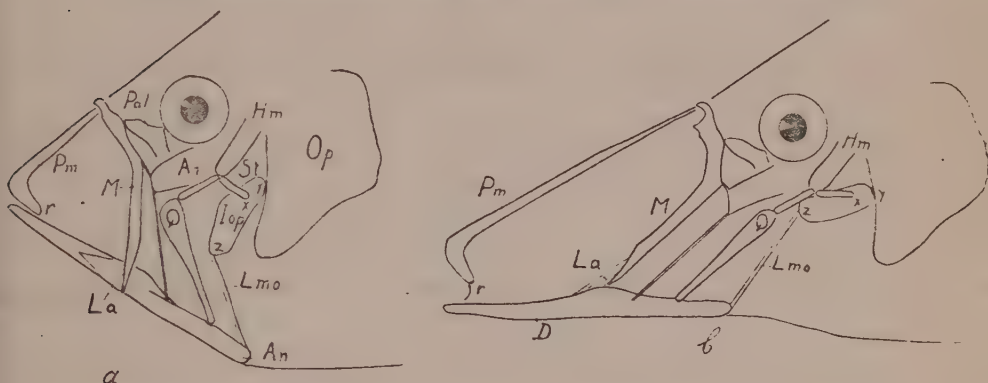


Abb. 48. *Epibulus insidiator* Cuv. Val. (a) mit geschlossenem, (b) mit geöffnetem Munde. Q = Quadratum. St = Stylhyale. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

aus seinem bei Batavia gesammelten Material zur Verfügung. In der Bucht von Batavia lebt die Art, wenig allgemein, zwischen Korallenriffen.

Die Schwierigkeit, dass ein solches Alkoholpräparat ganz erstarrt ist, wurde dadurch überwunden, dass der Fisch monatelang in Wasser, und danach in Glycerin aufgeweicht wurde. Schliesslich wurde das Exemplar auf diese Weise wieder so beweglich, dass ein Einblick in die Wirkung des Mechanismus möglich war. Es ergab sich, dass auch in diesem Falle eine caudale Bewegung des Hyale das Vorstülpen der Kiefer hervorruft. Das Hyomandibulare ist sehr kurz und der hintere Teil des Hyale (Abb. 49) liegt höher als der Vorderteil. Das Stylhyale (St) ist beweglich zwischen Hyale und Hyomandibulare einge-

fügt. Aus der Lage von Stylhyale und Hyale geht hervor, dass ihr Verbindungspunkt  $x$  sich nach oben bewegen muss, wenn der Musc. sterno-hyoideus kontrahiert und den Vorderteil des Hyale caudad zieht. Bei  $x$  ist auch das Interoperculum mit dem Stylhyale verbunden, es wird also mit nach oben gezogen. Bei  $y$  ist es am Operculum befestigt, dieser Punkt kann also nicht mit gehoben werden; daraus ergibt sich, dass Punkt  $z$  des Interoperculum stark gehoben wird und das Knochenstück eine horizontale Lage bekommt, während das Operculum etwas nach

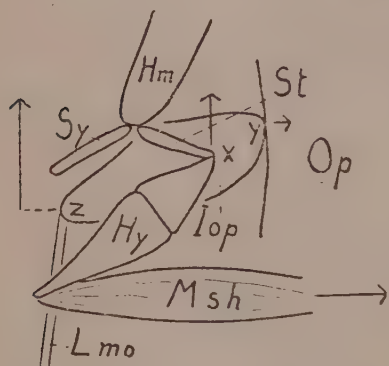


Abb. 49. *Epibulus insidiator* Cuv. Val. Hyale und Interoperculum, von median gesehen. Die Pfeile geben an, in welcher Richtung und in welchem Masse einige Punkte des Apparates beim Öffnen des Mundes verschoben werden. Weitere Erklärung im Text.  $St$  = Stylhyale.  $Sy$  = Symplecticum. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

hinten gedrückt wird (Abb. 48 a-b). Der Punkt  $z$  des Interoperculum ist jedoch durch ein Ligamentum operculo-mandibulare ( $Lmo$ ) mit dem Angulus mandibulae ( $An$ , Abb. 48a) verbunden. Dieser wird also ebenfalls stark nach oben angezogen, wobei sich das Quadratum nach vorn dreht, der Unterkiefer sich senkt und weit nach vorn geschoben wird (Abb. 48 a-b). Maxillare und Praemaxillare werden dabei vom Unterkiefer passiv mitgeführt. Das Maxillare ist durch einen Lig. maxillo-mandibulare  $L$  mit dem Unterkiefer verbunden, es dreht sich beim Öffnen des Mundes gegen das Palatinum nach vorn. Das Praemaxillare ist bei  $r$  mit dem

Unterkiefer verbunden; beim Ausstulpen desselben wird das ganze Praemaxillare mitgeführt, während sein sehr langer medianer Fortsatz, der in der Ruhelage auf dem Neurocranium liegt, hervortritt. Dieser mediane Fortsatz wird von zwei Gabeln der Maxillaria umfasst. Der Mund wird geschlossen durch Kontraktion des Musculus adductor mandibulae Abb. 48a.  $M_1$ , der eine kurze Sehne zum Maxillare und eine längere zum Unterkiefer entsendet. Der von diesen Sehnen ausgeübte Zug faltet den Apparat wieder in die Ruhestellung zusammen, auch das Praemaxillare wird zurück-

geführt durch einen Druck, den der Unterkiefer bei  $r$  darauf ausübt.

Dr. VERWEY teilte mir mit, dass sich *Epibulus* im Aquarium des „Laboratorium voor onderzoek der zee“ in Batavia von Algen ernährt, die durch blitzschnelles Ausstülpen des Mundes gefangen werden. Für das Greifen kleinerer Beute ist dieser Mund anscheinend ein ideales Instrument. Er reicht beim Vorstossen sehr weit nach vorn und kann sicher auch eine erhebliche Saugung entwickeln.

PSEUDOSCARUS FORSTENI BLEEKER. (Abb. 50).

Das untersuchte Ex. stammt aus dem östlichen Teil der Java-see. Dr. J. VERWEY, der es mir zur Verfügung stellte, teilte mir folgendes über die Ernährungsweise der Pseudoscariden mit: „Bei niedrigem Wasserstand sieht man grosse Trupps auf den fast horizontal liegenden Korallenbänken ihre Nahrung suchen. Die Schwänze ragen aus dem Wasser heraus, die Tiere stehen vertikal auf dem Kopf und kratzen die Algen vom Korallenkalk. Das geschieht derartig gründlich, dass im Kalk ganze Rippelmarken entstehen; auch zeigt sich bei Untersuchung dieser Fische, dass im Magen oft Kalkfragmente gefunden werden. Es ist nicht ausgeschlossen, dass grössere Arten sich tatsächlich von wachsenden Korallenteilen ernähren“. – Entsprechend dieser harten Arbeit ist der Kiefermechanismus auf eine, im Vergleich zu anderen Fischen stark vergrösserte Beisskraft eingestellt. Abb. 50 zeigt Form und Lage der beteiligten Elemente. Der Unterkiefer zerfällt bei den Pseudoscariden bekanntlich in zwei Teile, das Articulare (*Art*) und das Dentale (*D*) die bei  $x$  mit einander gelenken. Das Dentale bildet auch bei  $y$  ein Gelenk mit dem Maxillare. Das Maxillare ist oben beweglich, aber sehr fest mit dem Palatinum verbunden; es bildet einen Napf, in den das Palatinum genau hineinpasst. Das Praemaxillare liegt dem Maxillare fest an und folgt seinen Bewegungen. Der Mund wird folgendermassen geöffnet:

Das Interoperculum zieht mit Hilfe des Ligamentum mandibulo-operculare den Punkt *An* zurück. Das Articulare dreht sich dann im Kiefergelenk (*G*), d. h.,  $x$  bewegt sich nach vorn. Auch  $y$  wird nach vorn geführt, das Maxillare dreht und hebt die Oberkieferspitze (das Praemaxillare). Zugleich senkt sich die Spitze des Dentale (Abb. 50 *a-b*).

Jetzt ist der Schnabel geöffnet. Das Schliessen wird vom *Musculus adductor mandibulae* verursacht. Der Hauptteil dieses Muskels, die grosse oberflächliche Partie, die vielleicht mit den Schichten  $A_1$  und  $A_2$  von VETTER zu vergleichen ist, heftet sich bei  $y$  ans Dentale, teilweise aber auch ans Maxillare. Eine kleine, tiefe Schicht (vielleicht vergleichbar mit  $A_3$  von VETTER) verläuft mehr vertikal zum Artikulare (Abb. 50b). Ein zwischen dem Auge und dem Maxillare liegender kleiner Muskelteil ( $A_4$ ) verläuft nur zum Maxillare.

Um die Kraft zu beurteilen, womit der Hauptteil des *Musc.*

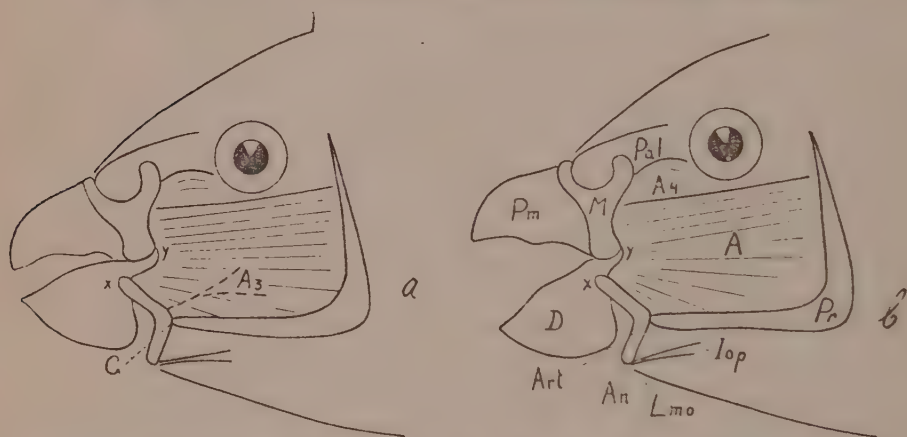


Abb. 50. *Pseudoscarus Forsteni* Bleeker. (a) bei halb. (b) bei weit geöffnetem Munde. Bezeichnungen wie Abb. 1.

*adductor mandibulae* die Kiefer schliesst, ziehen wir erst die bei „normalen“ Fischen gefundenen Verhältnisse zum Vergleich heran. Bei *Esox* (Abb. 28) z.B. ist die Kraft, die die Unterkieferspitze beim Schliessen ausübt, etwa 3-mal kleiner als die ursprüngliche Kraft, mit der der *Musculus adductor mandibulae* auf den Unterkiefer bei  $a$  einwirkt, denn der Hebelarm  $g-c$  ist etwa 3-mal länger als der Hebelarm  $g-a$ . Die Unterkieferspitze legt beim Schliessen des Mundes einen Weg zurück, der 3-mal länger ist als den Weg der Insertionsstelle des *Musculus adductor mandibulae*. Mit anderen Worten: an zwei Punkten eines Hebelarmes sind die Produkte von Kraft und zurückgelegtem Weg gleich.

Wenn wir bei *Pseudoscarus* untersuchen, in welchem Verhältnis die Kraft, mit der der Muskel den Punkt  $y$  caudad zieht, und die



Kraft, mit der die Kieferspitzen aufeinander kneifen, zueinander stehen, so brauchen wir (nach dem Prinzip von d'ALEMBERT) nur die zurückgelegten Wege miteinander zu vergleichen. Es zeigt sich dabei, dass der Weg von  $y$  (Insertionsstelle vom Muskel) beim Schliessen des Mundes ungefähr übereinstimmt mit dem Weg, der inzwischen von der gehobenen Unterkieferspitze zurückgelegt ist, sowie mit der Strecke, um welche sich die Spitze des Praemaxillare senkt. Also sind auch die Kräfte, womit sich die Schnabelspitzen einander nähern, zusammen ebenso gross, wie die Kraft, womit der Muskel den Punkt  $y$  caudad zieht. *Pseudoscarus* schliesst also seine Kiefer verhältnismässig 3-mal kräftiger als *Esox*. Die Kiefer bilden eine Zange, die mit der gleichen Kraft geschlossen wird, die auftreten würde, wenn der Musculus adductor mandibulae die Schnabelspitzen unmittelbar miteinander verbände.

Ein solches Ergebniss ist bei der normalen Kieferform unerreichbar; sogar *Anarrhichas* (S. 40), der auch auf grosse Beisskraft spezialisiert ist, bleibt verhältnismässig weit hinter *Pseudoscarus* zurück.

Nur das doppelte Kiefergelenk von *Pseudoscarus* ist sozusagen der technische Kunstgriff, der eine vollkommene Ausnutzung der Kraft des Musculus adductor mandibulae ermöglicht.

#### ZUSAMMENFASSUNG UND ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN.

Überblicken wir nun das untersuchte Material und fragen uns, welchen Wert die gefundenen Tatsachen vom allgemein zoologischen Gesichtspunkt besitzen, so ergibt sich erstens, dass eine Darstellung des Kiefermechanismus, wie sie hier versucht wurde, unentbehrlich ist, wenn wir unsere ziemlich oberflächlichen Kenntnisse der Lebensweise der Fische vertiefen wollen. Erst wenn dieser Mechanismus gut bekannt ist, kann man an die Beobachtung der Nahrungsaufnahme herangehen und erforschen, wie der Fisch diesen Mechanismus in verschiedenen Lagen anwendet. Die vorliegende Arbeit greift nicht weiter auf dies oekologische Gebiet über, ich habe mich darauf beschränkt, die Benutzung der beschriebenen Kieferverhältnisse im Allgemeinen zu berühren. Von einem rein biologischen Gesichtspunkt aus erscheinen die Ergebnisse also nur als Vorarbeit zur eigentlichen Untersuchung.

### Kiefermechanismus und Klassifikation.

Vergleichend-anatomisch und systematisch jedoch ist unser Material sofort verwertbar. Was ergibt sich dabei? Wir sahen schon (S. 20) dass innerhalb der *Teleostei physostomi* die Komponenten des Oberkiefers wahrscheinlich eine Entwicklung durchgemacht haben, bei der das Palatinum allmählich die Oberkieferfunktion verliert und diese auf das Praemaxillare übertragen wird, d.h. also der Zustand erreicht wird, den wir bei den *Teleostei physoclysti* finden.

Diese Vorstellung stimmt überein mit vielen anderen Tatsachen, die die *Teleostei physoclysti* gegenüber den *T. physostomi* als eine höhere Entwicklungsstufe erscheinen lassen. In dieser Hinsicht unterstützen also die Kieferverhältnisse die übliche Klassifikation. – Innerhalb der *Teleostei physoclysti* ist jedoch eine weitere Entwicklungslinie keineswegs deutlich. Die Kiefer sind hier stark variabel; sie sind bei einander sicher systematisch nahe stehenden Formen völlig verschieden, während weniger verwandten Formen einander in dieser Hinsicht auffallend ähneln, wie z.B. *Cottus*, *Trachinus* und *Zoarces*, bei denen Kiefer und Kiefermechanismen fast vollkommen mit dem von *Perca* identisch sind (sie wurden daher nicht beschrieben). Wollte man eine Klassifikation aufstellen, die auf Form und Wirkung der Kiefer beruht, so müsste man diese vier Gattungen bestimmt zueinander stellen. In der gebräuchlichen Klassifikation sind sie aber getrennt und gehören zu Gruppen, die sich in allerhand anderen Merkmale unterscheiden. Sie stehen darin neben Arten, deren Kiefer ganz verschieden sind, so steht (S. 72):

*Zoarces* neben *Anarhichas* und *Lophius* (*Blenniiformes*); *Trachinus* neben *Callionymus* (*Trachiniformes*); *Cottus* neben *Cyclopterus* (*Scleroparei*), während *Perca* zu den *Perciformes* gehört. – Nun bilden zwar die Cruppen wie die *Blenniiformes* und die *Scleroparei* keineswegs natürliche Einheiten und die übliche Klassifikation ist auch ziemlich willkürlich, aber die Tatsache bleibt bestehen, dass man *Zoarces*, *Trachinus*, *Cottus* und *Perca* eher zu verschiedenen Gattungen stellt, als dass man sie beieinander lässt. Dass sie übrigens etwa die gleichen Kieferverhältnisse aufweisen, entspricht der Tatsache, dass sie auch etwa gleiche Jagdmethoden anwenden und räuberisch leben. Es ist also nicht sehr verwunderlich, dass ihre Kiefermechanismen einander starker ähneln als denen von näheren Verwandten mit ganz anderer Ernährungsweise.

*Anarrhichas*, *Callionymus* und *Cyclopterus* sind ja „Friedfische“ und *Lophius* hat eine andere Jagdmethode.

Solche Betrachtungen führen zum Schluss, dass der „Pirca-ähnliche“ Kiefermechanismus nicht ein Zustand ist, der bei den *Teleostei physoclysti* immer auf einer bestimmten Entwicklungsstufe auftritt, sondern eine Anpassung, die sich dort findet, wo eine bestimmte Lebensweise besteht.

Es ist also eine Unmöglichkeit, diese oder andere Kiefermechanismen innerhalb dieser Gruppe systematisch zu verwenden. Die Klassifikation der Arten ist überhaupt eine schwierige Sache bei einer grossen Gruppe wie die *Teleostei physoclysti*, deren Körperbau in den Grundzügen so einheitlich, aber übrigens gewaltig vielseitig verschiedenen Lebensbedingungen angepasst ist.

### Neurocranium und Klassifikation.

Bei der Untersuchung der besprochenen Fische wurde auch die Gelegenheit benutzt, das Neurocranium frei zu präparieren, und in seine Teile zu zerlegen. Dabei ergab sich in vergleichend-anatomischer Hinsicht dasselbe wie bei den Kiefern. Das Cranium variiert in Form ausserordentlich, dagegen sind die Grundzüge seines Baues und die beteiligten Elemente immer die gleichen.

Schon beim Vergleich der Kiefermechanismen ergab sich, dass zwischen den *Teleostei physostomi* und *T. physoclysti* im Allgemeinen einige Unterschiede auftreten. Dies gilt auch für das Neurocranium. Vor allem finden wir einen Unterschied in der Ausbildung des Knorpelschädels, der einer oft angenommenen Entwicklung innerhalb der Fische entspricht. Danach verschwände zunächst das knorpelige Primordialcranium allmählich, die Bedeutung der Knochen nimmt dagegen zu.<sup>1)</sup>

Bei den *Teleostei physostomi* ist das knorpelige Primordialcranium meist noch gut entwickelt, wenn auch Knochen darauf aufliegen und es teilweise ersetzt haben. Bei den *T. physoclysti* ist der Knorpel dagegen schwach ausgebildet, so fehlt meist das knorpelige Dach der Schädelhöhle. Doch bestehen auch Ausnahmen dieser Regel; *Clupea* (*T. physostomi*) ist sehr knorpelarm, während *Cyclopterus* (*T. physoclysti*) einen vollständigen Knorpelschädel besitzt, der nur mit dünnen Knochenplättchen belegt ist. Aus solchen Fällen zog schon GEGENBAUR (1878, den

<sup>1)</sup> Diese Auffassung wird bekanntlich von O. JAEKEL (1926) bestritten.

Schluss, dass das Maass von Knorpel nicht ohne weiteres systematisch verwertbar sei. Auch GAUPP (1906) gibt an, dass zwar bei niederen Formen im Allgemeinen knorpelige Schädelteile in grösserem Umfang bestehen bleiben als bei höheren, hiervon jedoch mancherlei Ausnahmen bestehen, und dass Knorpel scheinbar immer dort entstehen kann, wo es die Entwicklung oder Lebensweise erfordern.

Damit gelangen wir hinsichtlich der Ausbildung des Knorpels, wie überhaupt hinsichtlich aller Variationen, die am Cranium der Teleostier auftreten, zu demselben Punkt, wie oben hinsichtlich des Kiefermechanismus. Wir kommen zwangsläufig auf den Gedanken, dass wir die meisten dieser Variationen besser nur als gleichwertige Anpassungen an verschiedene Lebensweisen auffassen müssen; wir müssen wenigstens nicht zu schnell in ihnen Kettenglieder einer sich innerhalb der Teleostei vollziehenden, weitgehenden Evolution sehen!

Die Aufgabe des Neurocranium: Umhüllen des Gehirns und der Sinnesorgane, Stützung und Anheftung der Kiefermuskulatur, sind innerhalb der vielseitigen Gruppe der Teleostier immer wieder anders geartet. Es liegt auf der Hand, dass die verschiedenen Formen des Cranium hiermit zusammenhängen. Diese Korrelation ist z.B. bei *Anarrhichas* besonders deutlich, liesse sich schliesslich aber auch bei allen anderen Formen nachweisen. In dieser Hinsicht habe ich mein Material nur sehr oberflächlich untersucht; eine eingehende Behandlung erforderte eine Arbeit für sich.

### Das Entstehen der Kiefermechanismen.

KYLE und EHRENBAUM (1929) versuchen einen Teil der Entwicklung des Kiefermechanismus auf rein mechanische Momente zurückzuführen.

Die Asymmetrie der Kiefer der *Heterosomata* wollen diese Forscher durch einen Druck erklären, der im Jugendstadium auf den Schädel ausgeübt wird. Sie sagen: „In fast allen Fällen (bei den Teleostei) können wir bei den postlarvalen Stadien bemerken, welche Schwierigkeiten der Fisch beim Öffnen und Schliessen des Mundes einfach deshalb zu überwinden hat, weil die Muskeln, die zum Öffnen des Mundes dienen, und am Schultergürtel ansetzen . . . dazu neigen den langen, schwachen Meckelschen Knorpel (Unterkiefer) nach hinten zu ziehen . . . das Mandibulare ist nach oben gebogen . . . Der zum Öffnen des



*Mundes dienende Muskel setzt in der Mitte des Mandibularteiles an, also an der Symphyse der Dentalia* (cursiver Satz von mir), wenn diese verknöchern, und das Zurückziehen dieses Mittelteils führt zu einem Schliessen, statt zu einem Öffnen des Mundes."

Gelingt das Öffnen, so geschieht es folgendermassen: „Wenn der Hyoidbogen zurückgezogen ist, wirkt ein Zug vom Interoperculum auf das Angulare, und dieses wiederum auf das Mandibulare. Dieser Vorgang leitet das Öffnen des Mundes ein, und wenn dann der Unterkiefer eine gewisse Strecke heruntergedreht ist, ist der *eigentliche* (curs. von mir) Öffnungsapparat imstande, den Prozess fortzusetzen." Die Schwierigkeiten beim Öffnen des Mundes führen zu einer „Stauchung der Schädelachse", weil die Kiefer, statt sich zu öffnen, fest gegen den Schädel angedrückt werden. „Eine derartige Zusammendrückung des Schädels," fahren KYLE und EHRENBAUM fort, „hat auch zu jener Verbildung geführt, die wir bei den Plattfischen finden, denn bei diesen arbeiten die Kiefer nicht um eine longitudinale Achse, sondern ein wenig nach einer Seite hin, also unsymmetrisch, und damit wird auch der Schädel unsymmetrisch" (curs. von mir).

Erstens sind diese Schwierigkeiten der Jungfische beim Öffnen des Mundes sehr fraglich. Bekanntlich ist die Verbindung Interoperculum-Angulare der „*eigentliche Öffnungsapparat*" und nicht der *Musc. protractor hyoidei*, der an der Symphyse des Unterkiefers angreift. (S. 5).

Was weiter die Asymmetrie der Schädel der *Heterosomata* angeht, so haben die Kiefer in dem Prozess, der hierzu führte, wahrscheinlich keine führende Rolle gespielt, wie KYLE und EHRENBAUM es annehmen.

Die Kieferasymmetrie ist nicht die Ursache der Schädelasymmetrie. Das geht am deutlichsten hervor aus den Zuständen bei *Rhombus* (S. 49) und auch *Hippoglossus*. Diese Arten haben asymmetrische Schädel, erhalten ihre Kiefersymmetrie aber sorgfältig. Dies Beispiel beweist erstens, dass der Schädel ohne Hilfe der Kiefer asymmetrisch werden kann, und zweitens, dass die Asymmetrie des Schädels gar nicht unbedingt die Asymmetrie der Kiefer zur Folge haben muss. In anderen Fällen, wie bei *Pleuronectes*, ist der Schädel also asymmetrisch, nicht *weil* die Kiefer asymmetrisch sind, sondern, weil die ganze Asymmetrie zu einer bestimmten Funktion passt. Es herrscht also kein mechanischer, sondern ein biologischer Zusammenhang!

*Pleuronectes* nimmt Nahrung aus dem Sand auf und stülpt dabei seinen asymmetrischen Mund dem Boden zu. *Rhombus* und *Hippoglossus* sind Räuber, sie stürzen sich auf die Beute und brauchen einen vorwärts gerichteten Mund. Es wäre daher auch falsch zu sagen, *Rhombus* sei primitiver als *Pleuronectes*, denn er habe „noch“ keine asymmetrischen Kiefer. Beide Formen sind an ihre Lebensweise gleichmässig vollkommen angepasst, und alle Versuche, derartig fein in unzähligen, ineinandergreifenden Kleinigkeiten zur Ausbildung kommenden Anpassungen durch einen einfachen „Druck“ zu erklären, stellen sich m.E. als völlig unhaltbar heraus. Was die eigentliche treibende Kraft ist in dem Prozess, der zu solchen Anpassungen führt, – diese Frage ist gerade die Kernfrage des ganzen Evolutionsproblems!

Da uns die Naturwissenschaft noch kein befriedigendes Bild der Evolution bieten kann, ist es auch unmöglich, schon heute das Werden der Kiefermechanismen der Teleostei zu erklären und wir müssen uns vorläufig mit Beschreibungen von Form, Wirkung und Funktion zufrieden geben.

## VERZEICHNIS DER BENUTZTEN LITERATUR.

- BAGLIONI, S., 1908. Der Atmungsmechanismus der Fische. Zeitschrift für Allgem. Physiologie, Bd. VII.
- BROOKS, H. J. S., 1885. The osteology and arthrology of the Haddock. Scientific Proc. of the Royal Dublin Society IV.
- CHADWICK, H. C., 1929. Feeding Habits of the Angler Fish. Nature, Vol. 124.
- COLE, F. J. and JOHNSTONE, 1901. Pleuronectes. Liverpool Marine Committee.
- DELSMAN, H. C., 1925. Fishes with protrusile mouth. Treubia, Vol. VI.
- EDGEWORTH, F. H., 1931. On the muscles used in opening and shutting the Mouth. Proc. Zool. Soc. Part 3.
- FIEBINGER, J., 1931. Über den Bau und die Mechanik des Karpfenrüssels. Zeitschrift für Mikroskopisch-Anatomische Forschung. Bnd. 27, Teil II. Festschrift für J. SCHAFFER.
- GAUPP, 1906. Die Entwicklung des Kopfskelettes. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre der Vertebraten.
- GENENBAUR, C., 1898. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig.
- HOLMQUIST, O., 1910. Der Musculus Protractor Hyoidei und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochentischen. Acta Universitatis Lundensis, nova series. Abt. 2, Bnd. 6. 1911. Studien in der von den NN. trigeminus und facialis innervierten Muskulatur der Knochentische. Acta Universitatis Lundensis, nova series. Abt. 2, Bnd. 7.
- JAEKEL, O., 1926. Das Mundskelett der Wirbeltiere. Gegenb. Morpholog. Jahrb. Bnd. 55.
- JORDAN, H. J., 1918. Het leven der dieren in het zoete water. Utrecht.
- JOURDAIN, S. 1878. Des muscles de l'appareil maxillo mandibulaire de quelques poissons osseux. Revue d. Sci. Natur. T. VII.
- KYLE, H. M. und EHRENBaum, E., 1929. In: GRIMPE-WAGLER: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig.
- LUBOSCH, W., 1917. Vergleichende Anatomie der Kaumuskeln der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bnd. 54, n.F.
- MOHR, E. W., 1929. In: GRIMPE-WAGLER: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig.
- SOUCHÉ, G., 1932. Morphologie comparative des muscles élévateurs de la mandibule chez les poissons. Mémoires de la Société des Sciences Physiques et Naturelles de Bordeaux. Tome III.
- STEVEN, G. A., 1930. Bottom Fauna and the Food of Fishes. Journ. of the Marine Biol. Assoc. of the United Kingdom. Vol. XVI.
- THILO, O., 1920. Das Maulspitzen der Fische. Biol. Zentralblatt. Bnd. 40.
- TRAQUAIR, R. H., 1865. On the asymmetrie of the Pleuronectidae, as elucidated by an Examination of the Skeleton in the Turbot, Halibot and Plaice. Transactions of the Linnean Society of London. Vol. XXV.
- VANDENBERGHE, L., 1928. Recherches sur la déglutination chez les poissons teleostiens. Bull. de la classe des Sciences.
- VETTER, B., 1878. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bnd. 12.
- WILLEM, V. et DE BERSAQUES-WILLEM, L., 1927. Les types de mouvement respiratoires chez les Teleostiens. Bruxelles.
- WILLEM, V., 1931. Les manoeuvres respiratoires chez les poissons et les amphibiens. Bruxelles.

# KLASSIFIKATION DER UNTERSUCHTEN FISCHE (nach KYLE)

S.

## A. TELEOSTEI PHYSOSTOMI

Clupeiformes,	Fam.	Clupeidae,	<i>Clupea harengus</i> L. . .	22
		Salmonidae,	<i>Salmo salar</i> L. . .	24
			<i>Osmerus eperlanus</i> L. .	25
Apodes,	Fam.	Anguillidae,	<i>Conger vulgaris</i> Cuv. .	26
Esociformes,	Fam.	Esocidae,	<i>Esox lucius</i> L. . .	26
Ostariophysi,	Fam.	Cyprinidae,	<i>Cyprinus carpio</i> L. . .	27

## B. TELEOSTEI PHYSOCLYSTI

Scombresociformes,	Fam.	Belonidae,	<i>Belone acus</i> Risso. . .	31
Plectognathi,	Fam.	Orthogoriscidae,	<i>Orthogoriscus mola</i> L. .	32
Ammodytiformes,	Fam.	Ammodytidae,	<i>Ammodytes tobianus</i> L. .	34
Atheriniformes,	Fam.	Mugilidae,	<i>Mugil capito</i> Cuvier. .	36
Gadiformes,	Fam.	Gadidae,	<i>Gadus morrhua</i> L. . .	38
Blenniformes,	Fam.	Zoarcidae,	<i>Zoarces viviparus</i> L. . .	21
		Anarrhichidae,	<i>Anarrhichas lupus</i> L. . .	39
		Lophiidae,	<i>Lophius piscatorius</i> L. .	41
Trachiniformes,	Fam.	Trachinidae,	<i>Trachinus vipera</i> Cuv. Val.	21
		Callionymidae,	<i>Callionymus lyra</i> L. . .	47
		Hippoglossidae,	<i>Hippoglossus vulgaris</i> Flem.	70
Heterosomata,	Fam.	Pleuronectidae,	<i>Pleuronectes platessa</i> L. .	51
		Rhombidae,	<i>Rhombus maximus</i> L. . .	18
		Solidae,	<i>Solea vulgaris</i> Quensel. .	55
Scleroparei,	Fam.	Cottidae,	<i>Cottus scorpius</i> L. . .	21
		Cyclopteridae,	<i>Cyclopterus lumpus</i> L. . .	66
Labriformes,	Fam.	Labridae,	<i>Epibulus insidiator</i> Cuv.	
			Val. . . . .	61
		Scaridae,	<i>Pseudoscarus forsteni</i>	
			Bleeker . . . . .	63
Carangiformes,	Fam.	Zeidae,	<i>Zeus faber</i> L. . . . .	58
Perciformes,	Fam.	Percidae,	<i>Perca fluviatilis</i> L. . .	3



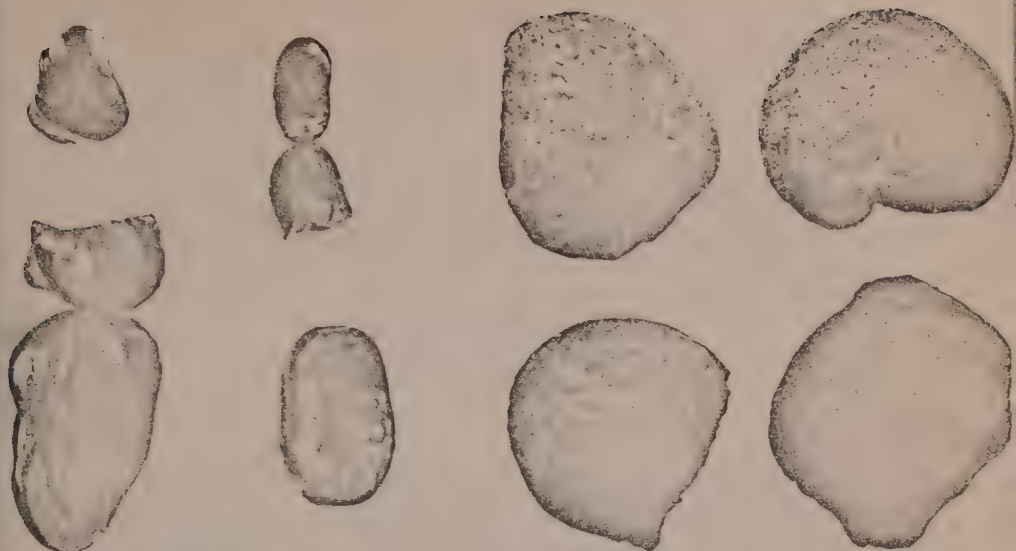


Fig. 1.

b

Fig. 2.



Fig. 3.

Fig. 5a.

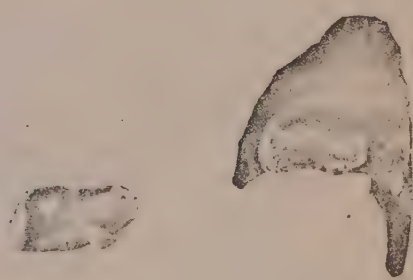


Fig. 5b.

Fig. 6.



Fig. 4.

Fig. 5c.

Fig. 7.

- Fig. 1. *Ursus etruscus* Cuvier. Tegelen; coll. Zool. Mus. Univ. A'dam. *a*. left  $p^4-m^2$ ; *b*. left  $p_4-m_2$ .  $\times \frac{1}{1}$ .
- Fig. 2. Coprolites of *Hyaena*. Tegelen; coll. Zool. Mus. Univ. Amsterdam.  $\times \frac{1}{1}$ .
- Fig. 3. *Pannonictis pilgimi* Kormos. Tegelen; coll. Zool. Mus. Univ. Amsterdam. Left upper canine tooth: *a*. front side, *b*. outer side, *c*. inner side.  $\times \frac{1}{1}$ .
- Fig. 4. *Pannonictis pliocaenica* Kormos. Tegelen; coll. Zool. Mus. Univ. Amsterdam. Right lower canine tooth. outer side.  $\times \frac{1}{1}$ .
- Fig. 5. *Pannonictis pliocaenica* Kormos. from Villány-Kalkberg. *a*. left  $p^2-p^4$ ; *b*. left  $m^1$ ; *c*. right  $m_1$  inner side. *5a* and *5b*  $\times \frac{3}{2}$ ; *5c*  $\times \frac{1}{1}$ .
- Fig. 6. *Grisson intermedia* Lund. from a cave in Minas Geraes; coll. Univ. Zool. Mus. Copenhagen. Fragment of left maxillary with  $m^1$ .  $\times \frac{3}{2}$ .
- Fig. 7. *Grisson intermedia* Lund. from Lapa Vermelha, Minas Geraes; coll. Univ. Zool. Mus. Copenhagen. Right mandibular ramus with  $p_3-m_1$  (type specimen), outer side.  $\times \frac{1}{1}$ .



# A NOTE ON THE CARNIVORA OF THE TEGELEN CLAY, WITH SOME REMARKS ON THE GRISONINAE

BY

A. SCHREUDER.

ZOOLOGICAL MUSEUM, AMSTERDAM.

---

The Carnivora of the Tegelen Clay have been reviewed by J. J. A. BERNSEN, in Chapter V and VI of: *Eine Revision der fossilen Säugetier-fauna aus den Tonen von Tegelen* (1931-'32). Since then new remains have been gathered, and some data come to our knowledge, which enables me now to eliminate some points of doubt. For the loan of fossil and recent specimens, and for much valuable information, I am greatly indebted to Prof. L. F. DE BEAUFORT, Amsterdam; to Prof. H. BOSCHMA, Leiden; to Prof. H. G. STEHLIN, Basle; to Rector Jos. CREMERS, Maastricht; to Dr. M. DEGERBÖHL, Copenhagen; to Dr. T. KORMOS, Budapest; to Dr. GUY E. PILGRIM, London and to Mr. JAMES A. G. REHN, Philadelphia.

## URSUS ETRUSCUS CUVIER.

(Pl. I, fig. 1.)

In 1913 E. T. NEWTON described some teeth of a young bear of rather small size, which he referred to *Ursus etruscus* Cuv. Those remains had been gathered in the Clay of Tegelen, near Venlo, (province of Limburg, Netherland) by the Rev. REGINALD WEINGÄRTNER, and they were sent by Dr. P. TESCH to E. T. NEWTON, at London, for examination. They are now preserved in the Zoological Museum of the University of Amsterdam, to which the collector generously presented all his Tegelen fossils. These are the first remains of a bear from Tegelen. Only a couple of canine teeth have been gathered since then; these belong to the collection of the Natural History Museum, at Maastricht, and were described and figured by J. J. A. BERNSEN in Chapter VI of: *Eine Revision der fossilen Säugetierfauna aus den Tonen von Tegelen* (1932).

We can now make mention of the find of the greater part of the dentition of a large old bear, remarkably larger than the teeth described by NEWTON, but quite agreeing in size with the canine teeth of *U. etruscus* in the Maastricht Museum, and with the largest specimens of Val d'Arno, etc. Probably the recently gathered teeth will have belonged to a male bear, those described by NEWTON to a female. Undoubtedly all the remains of bears from Tegelen yet known belong to one and the same species, viz. *Ursus etruscus* Cuv.

In the newly gathered dentition the incisivi are represented by the  $i^1$  of the right side and by the  $i^3$  of the left. The crown of the former tooth has been almost quite worn down; its anterior side has a maximal height of 5.4 mm; the height of the root at that point is 17.7 mm; max. width and ant.-post. diameter of the root are 5.2 and 7.6 mm respectively.

The cusp of the  $i^3$  has been worn down to the talon; the crown is still 16 mm high at the outer side, but only 2.5 at the inner; max. height of the root is 32.5 mm; its max. width and ant.-post. diam. are 9.2 and 10.5 mm respectively.

All of the four canine teeth are present. They are very strong, especially the roots, which exceed in circumference all specimens known (cf. Tables I and II).

TABLE I.

*Ursus etruscus* Cuvier.

Upper canine teeth	Tegelen		Italia		
	Zool. Mus. A'dam	Mus. Maastr. Bernsen 1932	Mus. Basle V.A.1413	Reiche- nau 1906	Ristori 1897 7 ex.
Total length (recti- linear) . . . . .	90.4	±90	80	96	—
Height of crown, ant.	27.0	±34	29	—	25-33
Height of crown, post.	33.4	37	34	40	27-39
Ant.-post. diam. of crown, basal . . .	23.7	22	22	26	19-28
Width of crown . . .	14.8	16	—	—	12-19
Ant.-post. diam. of root, max. . . . .	30.1	24	24.5	28	22-28
Width of root, max. .	17.6	16.4	15	—	14-19



TABLE II.  
*Ursus etruscus* Cuvier.

Lower canine teeth	Tegelen			Italia			
	<i>Zool. Mus. Amsterdam</i>	<i>Mrs. Musgr. Bernese 1932</i>	<i>Zool. Mus. Adam Newton 1913</i>	Museum Basle			<i>Ristori 1897 4 ex.</i>
				<i>V.A. 1108</i>	<i>V.A. 2226</i>	<i>V.A. 1032</i>	
Total length (rectilinear)	84.3	83	—	—	77	67	—
Height of crown, ant. . .	24.5	29	26.0	—	28	23	22-30
Height of crown, post. . .	33.6	31	32.0	—	32.5	28	30-37
Ant.-post. diam. of crown, basal . . . . .	25.4	22.5	20.3	23	23	20	23
Width of crown, basal . .	15.1	15.5	12.7	14.6	14	—	—
Ant.-post. diam. of root, max. . . . .	27.3	23.4	—	—	22	21	—
Width of root, max. . . .	16.2	15.8	—	—	± 14	11.3	—

The upper premolars preserved are the carnassial (Pl. I, fig. 1a) of both sides; each of them lacks the anterior root and a small part of the anterior margin of the crown. Enough has been saved, however, to show the narrowness of the crown and the situation of the simple interior cusp (deuteroconus SCHLOSSER) near the middle of the tooth length (fig. 1).

The inner cusps of both the upper molars have disappeared by wear; the outer cusps are still observable. The cingulum has become very indistinct, likewise the grooves and ridges.

The lower teeth-row is represented by the hinder premolar, the foremost half of the carnassial ( $m_1$ ), and the adjacent molar (Pl. I, fig. 1b).

The premolar is long and rather narrow. The hinder cusp is very faint, perhaps in consequence of intensive wear. A small portion of the enamel is broken away from the outer margin.

Both lower molars present show the same characteristics of long use as do the upper molars.

The measurements of this dentition (cf. Table III) agree exactly with those of *Ursus etruscus* Cuv. from Val d'Arno and



Fig. 1. *Ursus etruscus*,  
 $p^4$  dext.;  $\times \frac{1}{1}$ .  
(Pl. I, fig. 1a).

TABLE III.

*Ursus etruscus* Cuv.

		Tegelen		Italia				Senèze	Nihowan
		Newton		Ristori		Weithofer		Stehlin 1933 p. 63	Teilh. et Piv. 1930 <sup>2)</sup>
				cranio 1 <sup>1)</sup> Olivola	cranio 2 <sup>1)</sup>				
<i>Upper teeth</i>						(Ristori)			
i <sup>1</sup>	width . . . . .	5.6		6		6			
	ant.-post. diam. .	7.4		7		7			
i <sup>3</sup>	width . . . . .	7.3		8	7	7			
	ant.-post. diam. .	9.6		10	10	—			
						(Weithofer)			
p <sup>4</sup>	length . . . . .	—		17	17	16	16	16.5	15.8
	width . . . . .	11.4		11	11	10.5 <sup>2)</sup>	12	11	11
m <sup>1</sup>	length . . . . .	—	20.4	22	22	22	22	22	22
	width . . . . .	17.3	14.4	17	15	17	17	16	16.8
m <sup>2</sup>	length . . . . .	33.0	30.3	35	31	34.5	33	—	29.3
	width . . . . .	20.2	16.0	21	18	19.5	18	—	16.3
<i>Lower teeth</i>									
P <sup>4</sup>	length . . . . .	14.0		12	17	12	14.5	11.5	p <sub>4</sub> -m <sub>2</sub> 61
	width (mid.) . .	7.8		6.5	9	7	—	—	
m <sub>1</sub>	length . . . . .	—	22.5	24	27	24	26.5	25	m <sub>1</sub> -m <sub>2</sub> 44
	width (at protoc.)	10.3	7.7	8	11	—	—	—	
m <sub>2</sub>	length . . . . .	23.9		25	29	25	25	22	
	width (post.) . .	15.8		16.5		16	—	—	

Val di Magra, and point to a bear of nearly *Ursus arctos* size. The primitive character of the teeth is chiefly apparent from the small size and uncomplicated form of the inner cusp of p<sup>4</sup>, and from the situation of this cusp near the middle of the tooth. Other primitive characters (presence of four premolars, absence of tubercle between entoconid and metaconid on m<sub>1</sub>, simplicity of ridges and grooves, etc.) cannot be stated on the teeth at hand,

<sup>1)</sup> WEITHOFER gives no measurements of incisivi and Ristori none of the cheekteeth of cranio 2.

<sup>2)</sup> Measured at the figures.

because some characteristic parts are lacking and, on the whole, the relief has been much effaced by intensive wear.

Besides from the localities mentioned above, some remains of *U. etruscus* have been recorded from Nihowan in China (TEILHARD DE CHARDIN et PIVETEAU, 1930, viz. a right maxillary bone with the alveoles of  $p^1$ - $p^3$ , and with  $p^4$  and  $m^1$  in situ. The authors give no measurements, but it is obvious from the figures of the two teeth, in natural size (cf. Table III), that they quite agree with those of the large Italian and Tegelen specimens. A loose  $m^2$  of the left side seems to be of a female of similar size as that from Tegelen. The primitive character of  $p^4$  is distinct, although the inner cusp is stronger than in the Tegelen object, and it lies slightly more backward. In other words the latter tooth is of a more primitive structure. This would be in accordance with the assumption by the authors that the Nihowan-fauna is somewhat younger than that of Val d'Arno superiore, which is equivalent to the Tegelen fauna.

A mandible from Senèze (Haut-Loire) has been referred to *U. etruscus* by STEHLIN (1933, p. 63). The molars are somewhat smaller than the Italian and the Tegelen specimens (cf. Table III); the hinder premolar, however, is rather long.

The close resemblance of the teeth of *U. etruscus* to those of the brown bear has given rise to the supposition often met with in literature, that the latter might be the descendant of the former. But as, chronologically, between both species a distinctly smaller bear lived in Western Europe, this assumption cannot be maintained. For hitherto remains of *U. etruscus* have been recorded only from Villafranchian (Lower-Cromerian) localities. In plainly younger deposits (Mosbach, Mauer, etc.) there occurs a distinctly smaller bear, which has been referred to *U. arvernensis* by some authors and has been termed "petit ours archaïque du Pleistocène ancien" by STEHLIN (1933). This author, in his valuable remarks regarding the affinities of *U. spelaeus* and *arctos*, comes to the conclusion that the small bear, which in Mosbach and Mauer lived together with *U. deningeri*, may be the precursor of the brown bear, and that another line of descent probably runs from *U. etruscus* via *U. deningeri* to *U. spelaeus*, the cave bear. According to RUEGER (1928), a specialization to the spelaeoid form can be observed in the specimens of *U. deningeri* from different localities in the following order: Eberbach, Mosbach, Mauer. As regards the alliance of

*U. etruscus* to other fossil and to the recent bears, I may refer to STEHLIN's publication mentioned above, and to BERNSEN's paper and the literature cited there.

### HYAENA PERRIERI CR. ET JOB.

(Pl. I, fig. 2.)

Up till the present the remains (teeth) of two individuals of *Hyaena* have been gathered in the Tegelen Clay; they have been described and figured by BERNSEN in Chapter V of his Revision, etc. (1931). This was the first time that the upper teeth of *Hyaena perrieri* Cr. et Job. were made known. Of the youngest dentition one side is fairly complete; of the upper row only the first premolar and the single molar are lacking, and of the lower row the incisivi and the first premolar. Unfortunately this dentition is scattered over three museums: of eighteen teeth present three belong to the collection REGINALDUS WEINGÄRTNER (now preserved in the Zoological Museum, at Amsterdam), one tooth has found its way to Teylers Museum at Haarlem, while the rest form part of the Tegelen collection in the Mission House at Steyl, near Tegelen. BERNSEN assumed that all these teeth belong to one dentition by reason of their perfect agreement in size and degree of wear; moreover, together they form almost complete rows. I am now in a position to confirm this assumption by a letter which came into my hands lately. In it Brother BERCHMANS, the zealous conservator of the Steyl Museum, whose death we now deplore, wrote: "Ich habe verschiedene Zähne von einer *Hyaena*. Pater REGINALDUS hat einige Zähne davon bekommen." One of these (four teeth is now in Teylers Museum.

The teeth were compared by BERNSEN, among others, with the upper and lower dentition of *Hyaena* *cfr. perrieri* from Senèze in the Natural History Museum, at Basle, and the lower carnassial with the type specimen from Perrier in the British Museum, in London. Without doubt the hyaena from Tegelen belongs to the same species which, besides in the places mentioned above, has been found in some other Villafranchian localities in Auvergne, and in Val d'Arno.

Last year the Zoological Museum, at Amsterdam, came into possession of some new vestiges of hyaena from the Tegelen Clay, viz. four objects of almost equal form and size (Pl. I, fig. 2). The smallest of these has a flat side and the opposite side is



highly convex and distinctly grooved. In another these grooves are more faint and the flat side shows a broad pit. All are more or less bluntly pointed. The three smallest objects were found together. The largest specimen is almost spherical and the point is thick and prominent.

Professor STEHLIN, who has seen the objects, kindly informed me that they are typical coprolites of *Hyaena*. Among a great number of similar objects from Val d'Arno he also found a few of the shape of the spherical specimen mentioned above. It may be the last excrement of an evacuation of the rectum.

As is to be expected these coprolites, most probably of *H. perrieri*, are much smaller than those of *H. spelaea*, figured by ABEL (1935, fig. 286). In the smallest specimen from Tegelen the min. and max. diameter is 21 and 32 mm respectively, and in the largest 29 and 36 mm. According to ABEL's figures, in the coprolites of the cave-hyaena those measurements of the smallest object are 29-32, and of the largest similarly-shaped specimen 32-48 mm.

Although the hyaena is one of the rarest animals in the Tegelen fauna, it is the only one of which coprolites have been gathered. This is not remarkable as there is no animal whose food contains so high a percentage of masticated bones.

BERNSEN shared the assumption of GAUDRY, SCHLOSSER, etc. that it is by no means precluded that the recent *Hyaena crocuta* might be a descendant of *Hyaena perrieri*; the ancestor of the latter may be the Lower Pliocene *H. eximia*.

Nearly related to these forms, however, are two fossil hyaenas from Upper Pliocene (Pontian) deposits in China, viz. *Hyaena variabilis* and *H. honanensis* ZDANSKY. The first-named species is represented by a rich material of about 25 individuals, and has been described by ZDANSKY (1924), who pointed out that *H. variabilis* is closely allied to *H. eximia*. *H. honanensis* is not sufficiently known to decide about its phylogenetic place (ZDANSKY, 1927).

In his phylogenetic tree of the *Hyaena* group, in which we have to distinguish already more than three dozen species, PILGRIM (1932b) places *H. honanensis* on the direct lineage to *H. crocuta*. When it is better known, I think it will most probably have to vacate this position and take its place at the top of a side branch, like *H. variabilis* and *H. eximia*, which are to be found

on a low, and *H. perrieri* on a higher side branch of the lineage to the recent *H. crocuta* in PILGRIM's scheme.

KHOMENKO (1932) also is of opinion that *H. perrieri* cannot come into consideration as the ancestor of *H. crocuta* and that, because the former lacks the metaconid on the lower carnassial, which character would point to an accelerated specialization typical of forms becoming extinct. He claims the honour of the ancestorship of *H. crocuta* for his *H. borissiaki* from the Middle Pliocene of Bessarabia, of which he described and figured an almost complete skeleton of a nearly fullgrown animal.

However, it is a remarkable fact that the more species of a genus become known, the more difficult it becomes to place a species with its own specialization in a phylogenetic tree. In this respect I refer to TEILHARD and PIVETEAU (1930, p. 104), where we read regarding the place of *H. perrieri* that it cannot be ranged in any of the three phylums "qu'on a coutume de faire aboutir respectivement aux *H. crocuta*, *H. brunnea* et *H. striata*." All possible combinations of primitive and specialized features must have existed in the large group of the hyaena's "et nous ne voyons plus autour de nous que de rares survivants."

In a recent publication PEI (1934, p. 90) has treated this question again with reference to the enormous quantity of remains of hyaena (*H. sinensis* is represented by at least 2000 individuals!) gathered in the *Sinanthropus* site. He quite agrees with the French authors mentioned above that every zoological group richly represented should be figured diagrammatically as a *net* in which "it would be impossible, in most cases, to trace any isolated thread over a long period."

PEI therefore distinguishes "morphological stages in the group of *Hyaena*, which (because successively reached in time) seem to characterize the history of the genus as a whole." *H. perrieri* has been placed by him in the *H. sinensis* stage dominant in the Late Pliocene and Lower Pleistocene of Europe and Asia. However, the talon of  $m_1$  in *H. sinensis* is trenchant, not bicuspid nor tricuspid, whereas in *H. perrieri* it is still tricuspid and in this respect the latter stands close to *H. licenti* PEI (= *H. sinensis* TEILH. et PIV. 1930) from the Upper-Pliocene of Nihewan. This fauna, being older than the Choukoutien fauna with *Sinanthropus*, resembles very much that of Tegelen, although the latter is still slightly older. This fact is, for instance, apparent from some primitive features of the Tegelen animals when compared

with those of Nihowan, viz. the form of  $p^4$  in *Ursus etruscus* (vide supra), and the teeth of the hyaena being considerably less thick than those of the Chinese form in question.

### PANNONICTIS PILGRIMI KORMOS.

(Pl. I, fig. 3).

In chapter VII of "Eine Revision der fossilen Säugetierfauna aus den Tonen von Tegelen" BERNSEN described and figured a small left upper canine tooth of Mustelid character (Pl. I, fig. 3). This tooth, just as the young bear-teeth mentioned above belonging to the WEINGÄRTNER-collection, was sent to E. T. NEWTON, at London, for determination. Neither this experienced palaeontologist, nor BERNSEN twenty years later, knew what to make of this "very peculiar canine tooth with a remarkable groove down front of crown," to quote NEWTON's inscription on the label. BERNSEN referred it to *Mustela spec.*, because he thought the groove to be caused by the wearing of the opposing lower tooth, and thus of no systematic value.

However, on closer observation under the microscope, it is obvious that the enamel makes a distinct infold all along the height of the crown. The groove ends against the strongly marked cingulum which surrounds the tooth, and shows two rounded walls, the inner of which is somewhat more prominent than the outer (fig. 2).

Thus we have indeed to do with a characteristic feature here.

After BERNSEN's deplored decease, his "Revision, etc." came into the hands of Dr. KORMOS, at Budapest, who immediately recognised the identity of the tooth in question with the upper canine of his *Pannonictis pilgrimi*, a Mustelid of the Villafranchian deposits of Southern Hungary. KORMOS (1934) was thus able to make mention of the occurrence in the Tegelen Clay in his paper, where the species was established.

The author kindly presented me with a specimen of an upper canine from Villány, and so, with the objects in hands, I could convince myself of their complete agreement in size and form.

The skull of *Pannonictis pilgrimi* agrees in size with that of our marten.



Fig. 2. *Pannon. pilgrimi*; cross-section of left upper canine:  $\times 5$ .

## PANNONICTIS PLIOCAENICA KORMOS.

(Pl. I, figs. 4, 5.)

Lately a right lower canine tooth of the same Mustelid type was gathered in the Tegelen Clay (Bovenste Molen) by Mr. KEUS, of Venlo, and obtained by the Zoological Museum, at Amsterdam.

The crown is curved sharply upward and surrounded by a distinct cingulum (Pl. I, fig. 4). Two ribs run along the crown, the one opposite to the other, and fade away very near to the tip. A rather shallow groove lies anterior to the inner rib. Only at the tip is the enamel smooth; for the rest it is roughly wrinkled and furrowed, as is also the upper margin of the cingulum.

TABLE IV.

*Pannonictis pliocaenica* Kormos.

Lower canine teeth	Tegelen Zool. Mus. A'dam	Villány coll. A.S.	Forest Bed Brit. Mus. no. M 6085	Phoca vital. ♀ Zool. Mus. A'dam
1. Total length (rectilinear) . . .	26.5	29.9	30	36.1
2. Height of crown (int., max.)	12.2	13.7	13.8	12.0
3. Length of crown (at cingulum)	8.1	8.7	10.0 <sup>1)</sup>	8.8
4. Width of crown (at cingulum)	5.5	6.1	5.7 <sup>1)</sup>	6.8
5. Max. diameter of root . . .	7.2	8.0	8.3	9.7
6. Max. diam. of root (transv.)	5.3	5.9	5.3	7.0
1:2 . . . . .	0.460	0.458	0.460	0.332
3:4 . . . . .	0.679	0.701	0.570	0.772

When we compare the measurements (cf. Table IV) with those of the upper canine of *Pannonictis pilgrimi* from Tegelen (total length  $\pm 24$  mm, length and width of crown 5.3 and 4.0 mm) it is apparent that the lower canine is somewhat too large to belong to the same species. Moreover, it exceeds in size all specimens of *P. pilgrimi* mentioned by KORMOS (1934).

Fortunately I was able to compare the tooth in question with the larger species of *Pannonictis*, termed *pliocaenica* by Dr. KORMOS (1931), who generously presented me with a nearly complete dentition of the left side, gathered in Villány.

<sup>1)</sup> Measurements taken by Dr. PILGRIM.



The latter teeth have belonged to a female, and, as is to be seen from the table, the Tegelen tooth is still smaller. To make sure I sent the latter to Dr. KORMOS, who kindly informed me that the Tegelen specimen is a weak, but "äusserst charakteristisches Exemplar" of *Pannonictis pliocaenica*. This species, however, includes much larger individuals also, e.g. in the type mandibular ramus length and width of the canine are 11.0 and 7.3 mm.

In the largest male animals the skull must have reached badger size (cond. bas. length  $\pm 125$  mm).

#### REMARKS ON THE GRISONINAE.

Pocock 1921, p. 835: Subfamily *Grisoninae*, nov.:

"Teeth as in *Mustelinae* but talon of upper carnassial much larger, occupying nearly half the inner surface of the tooth; palatine foramina in front of the maxillo-palatine suture", etc.

##### I. Eurasiatic *Grisoninae*.

Since 1917 a rich material of *Pannonictis* has been gathered in Southern Hungary by KORMOS, who pointed out (1931) that the dentition presents great resemblance to that of *Enhydrictis galictoides* F. M. from the Plio-Pleistocene of Sardinia, of which FORSYTH MAJOR (1901) described a skull. The drawings of this skull have been published by PILGRIM (1932), together with those of a mandibular ramus (Basle Mus. no. Jy ii 479), the description of which was given in the latter publication.<sup>1)</sup> The specific name points to the affinity which FORSYTH MAJOR observed to the recent "*Galictis* group" (*Galictis* = *Grison*, and *Tayra*) of Middle and South America. And, indeed, when we seek for a living Mustelid agreeing most with *Pannonictis* we arrive at *Grison* which stands closer to *Enhydrictis* and to *Pannonictis* than to the living *Tayra*; the latter cannot be included in the sub-family of the *Grisoninae* (Pocock, 1921). It is especially the larger species, *Grison allamandi* BELL, three skulls of which I was able to compare, two from Suriname and one from Sta. Catharina, that I found to agree most with *Pannonictis*.

Typical features of the dentition of *Pannonictis* are the basin-shaped talon of the upper carnassial, the rim of which is formed by the cingulum (Pl. I, fig. 5a and text-fig. 3), and the distinct groove mentioned above on the front side of the upper canine.

<sup>1)</sup> Lately (1935) Miss BATE described some limb-bones of this species.

In *Grison allamandi*  $p^4$  is strikingly similar, and a cross-section through the canine tooth reveals a similar indentation of the enamel layer as has been described above of the Tegelen tooth; this infold, however, is less deep, and the groove ends at some distance from the tip.

In the three skulls of the large *Grison* I found the length of the lower carnassial to vary between 10.6 and 10.9 mm, and NEHRING (1886) mentions for six skulls 10–12 mm. These are

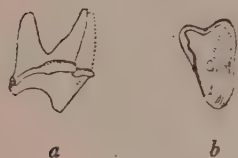


Fig. 3. *Pannonictis pliocaenica* Kormos; left  $p^4$ .  
a inner side, b crown  
view; nat. size.  
(Pl. I, fig. 5a).

just the measurements observed by KORMOS in *Pannonictis pilgrimi*. In all five skulls of *Grison vittatus* I saw, the talon of  $p^4$  does not extend so far backward, the metaconid of  $m_1$  is absent, and the size of  $m^1$  is remarkably smaller in relation to the other teeth than in *G. allamandi* and in *Pannonictis*.

According to PILGRIM, in *Enhydriectis* the upper carnassial is built in the same way as that of *Pannonictis*. Unfortunately the upper canines of this Sardinian Mustelid

have not been preserved.

KORMOS (1931) drew attention to the similarly shaped upper carnassial of ZDANSKY's Mustelid (gen. indet. sp. n. 1927) from the Mio-Pliocene of China, which skull lacks the brain-case and the lower carnassial. In this geologically older form all four of the premolars are present, whereas in *Pannonictis* the first premolar is vestigial, but  $p_2$  is still two-rooted. In *Enhydriectis*  $p_1$  is absent, as in the recent genus, where the teeth stand rather crowded together, while, moreover, the reduction of the next premolar ( $p_2$ ) has already commenced. This last is obvious from the fact that this insignificant tooth, which is always one-rooted in *Grison*, is very often pushed out of the row to the lingual side, and that there is a wide space between the upper and the lower tooth in question when the jaws are closed. NEHRING, who made an exhaustive study of *Tayra* and *Grison* (1885–1887, 1901), mentioned a skull of *Grison vittatus* in which both lower  $p_2$  are lacking.

F. MAJOR (1903) shortly described a still older, Miocene, Mustelid, in which the upper carnassial is "almost identical with those of *Enhydriectis* and *Grison*," viz. *Trochictis*. Of his *Trochictis depireti* he collected at La Grive-Saint-Alban an imperfect skull with a mandibular ramus, the detailed description and figures

of which have been given by PILGRIM (1932). This genus, however, as is the case with *Tayra*, cannot be reckoned to the *Grisoninae*, for the protocone of  $p^4$  has here a more normal development, although it is already separated from the paracon by a broad shelf "expanded in particular on the posterior side."

As regards the lower carnassial of *Pannonictis pliocaenica* (Pl. I, fig. 5c), the resemblance to *Grison allamandi* is again striking: the same distinct metaconid and a basin-shaped talonid which, in the fossil form, is relatively broader and shows a raised, crenulated rim (which constitutes the entoconid) on the lingual side, whereby the tooth is broader in relation to its length than in the living animal where the entoconid is practically absent, for the rim is smooth and hardly observable. In both the hypoconid is separated from the posterior half of the talonid by a tiny notch.

Similar shapes of the lower carnassial found in some fossil mandibular rami, the upper dentition of which forms is unknown, have led KORMOS (1934) to include provisionally in the *Grisoninae*, besides *Grison*, *Enhydrictis*, *Pannonictis* and ZDANSKY'S Mustelid, two other fossil Mustelids, viz. "*Mustela pachygnatha*" and "*Lutra dubia*."

Of *Mustela pachygnatha* TEILHARD DE CHARDIN et PIVETEAU, the authors (1930) described and figured a strong mandibular ramus with four teeth ( $p_2-m_1$ ) in place, from the Villafranchian (Lower Cromerian) deposits of Nihowan (China). Mr. HELBING, of Basle, an experienced judge of fossil Carnivora, saw this specimen in the National Museum of Natural History, at Paris, and shares the view (KORMOS in lit.) that we have to do here with a Mustelid closely allied to *Pannonictis*.

NEWTON referred to "*Lutra dubia* Blainville", a mandibular ramus from the Nodule-bed of the Red Crag in Suffolk, at that time in the possession of Mr. MOOR. This ramus has been broken off through the coronoid process and through the alveole of the canine tooth. Of the teeth only the carnassial has been preserved, and KORMOS (1931) drew attention to the fact that, according to NEWTON'S description and figures (1890), this tooth exhibits a great resemblance in size (length being 16 mm) and in shape with that of *Pannonictis pliocaenica*.

Through the kind intermediacy of Mr. GUY E. PILGRIM, of London, I came into possession of a cast of this object which is now preserved in the Ipswich Museum as a part of Moor's

Collection. The resemblance with the large *Pannonictis* is striking indeed; *Lutra* must be left out of consideration at all events. Unfortunately the cusps of the carnassial have been worn down for the greater part, and their respective heights are thus doubtful. The outline of the tooth, however, suffices to show that the character is typically Grisonine; it differs slightly from the species of *Pannonictis* known by the relative narrowness of the hinder part. The width is only 6 mm, whereas in the type-specimen of *P. pliocaenica* length and width of  $m_1$  are 15.3 and 6.8 mm respectively, and on the specimen of Pl. I, fig. 5c I measured 14 and 6.1 mm. As in *Pannonictis* all three premolars are two-rooted and the posterior roots are by far the strongest. As regards the forward position of the fossa masseterica and the steepness of the anterior margin of the coronoid process, the English ramus agrees most with the small species *P. pilgrimi*.

NEWTON (1882, p. 29, Pl. V, fig. 2) has described and figured yet another tooth of Mustelid character, belonging to Mr. SAVIN's collection and now preserved in the British Museum (no. M 6085). This is a lower caninus from the Upper Fresh-water Bed at West-Runtton, and at first erroneously referred to *Canis vulpes*. NEWTON ascribed it to *Phoca* spec., and indicated it in the explanation of the Plate as: "a small canine(?) tooth." Doubtless NEWTON compared the "somewhat mutilated" fossil tooth with a canine of *Phoca* in situ, and so it escaped him that the base of the crown shows no cingulum in the seal, and that the root is thicker and much longer and lacks the longitudinal groove so distinctly seen in the figure of the fossil tooth.

The figure and the measurements given by NEWTON show, however, so much agreement with the lower canine tooth of *Pannonictis pliocaenica* (cf. Table IV) that I begged Mr. PILGRIM to be so good as to examine the tooth in question with respect to this resemblance. This gentleman kindly gave some more measurements, and affirmed that the tooth from West-Runtton fairly well agrees with *Grison*, and the other members of that group. However, a comparison of the measurements revealed me that the English tooth is distinctly more compressed transversely than either of the four specimens of *Pannonictis pliocaenica* that I can judge of, and where the relation between the length and the width of the crown base is 0.663 (type specimen), 0.679 (Tegelen), 0.695 (Br. Mus. no. M 14066) and 0.701 respectively (cf. Table IV).



In the West-Runton tooth it is 0.570, and for this reason it may not be referred to that species.

It will not be too bold to assume that the English mandibular ramus and canine tooth, both of distinct Grisonine character and completely agreeing in size, belong to the same species, in which case it occurred in the Upper-Pliocene Red Crag as well as in the Lower Pleistocene Upper Freshwater Beds of West Runton. Pending the discovery of further remains, the specimens above mentioned may be referred to *Pannonictis spec.*

## II. American Grisoninae.

Nowadays the *Grisoninae* are restricted to Middle and South America. *Grison vittatus* Schreb. is common up to Patagonia; this is the small *Grison* of the older zoologists. We have used this specific name here for all forms of the genus which lack the metaconid on  $m_1$ . The several "species" of THOMAS and his "genus" *Grisonella* are based upon slight differences in size and in the fugitive exterior, and are thus of little value to palaeontological investigation. Total length of skull in the full-grown small *Grison* varies between 65 and 84 mm.

The range of the large species, *Grison allamandi* Bell, includes the southern part of Central-America and South America north of Patagonia. At first sight the animal bears much resemblance to *G. vittatus*, and so it has often been overlooked. Head and body of the large species are nearly one and half times as long as in the small one, but the tail is somewhat shorter still; it has three vertebrae fewer. Other distinctions are the presence of a metaconid on the lower carnassial, the compactness of the extremities and the shortness of the distal bones of the legs in proportion to the proximal. The total length of the skull varies between 86 and 97 mm, and exceeds the size of our marten.

The small and the large species of *Grison* live side by side in Brazil, just as both species of *Pannonictis* must have lived together in Hungary as well as in Tegelen. This justifies the assumption that *P. pliocenica* and *P. pilgrimi* lead a somewhat different life. NEHRING (1887) mentioned the similarity in the manner of living of the small *Grison*, an agile ground-hunter, and the European iltis (*Putorius putorius* L.), and of *Grison allamandi* and the nertz (*Putorius lutreola* L.), both the latter animals living at the riverside and feeding on fish chiefly, which they catch by swimming and diving.

A comparison of KORMOS' rich material of *Pannonictis* with the skeletons of both species of *Grison* would undoubtedly be of great interest.

For the comparison of the skull of *Pannonictis* with that of other Mustelids I refer to the publications of KORMOS and PILGRIM above-mentioned. The latter author, in his Taxonomy of the Mustelidae, has represented a suggested phylogeny of the family in the form of a shrub with four stems already isolated from each other in the Oligocene. Three of these stems we will leave out of consideration here, viz. those leading to *Gulo*, *Martes*, *Lutra*, etc., to *Mellivora*, etc., and to *Mustela*, etc. The fourth, the Meline stem, branches into three groups, the earliest of which includes, inter alia, *Trochictis*, *Tayra* and the *Grisoninae*. The second group is formed by the *Mephitidae*, whilst the name of *Melinae* has been restricted to the branches given off from the Meline stem last, and leading to *Meles*, *Arctonyx*, *Taxidea* and their extinct allies.

We have enumerated above several fossil members of the *Grisoninae* met with in Europe and in China. It is therefore obvious that in former times the group had a much wider range in which perforce North America must have been included. Therefore it is of interest that in the post-pliocene gravels in Maryland, near Benedict, a fossil *Grison*-like form has been recorded by COPE (1867), who described a right mandibular ramus with  $p_3-m_1$  in place. The length of  $m_1$  is 12.6 mm, thus slightly larger than in *Grison allamandi*, but equal in size to some female specimens of *Pannonictis pliocaenica*. The jaw has been broken off through the alveolus of the canine. There have been three premolars standing rather spaced; the foremost premolar ( $p_2$ ) is two-rooted, and thus not in reduction as it is in the living *Grison*.

COPE referred this mandible to *Galera* (= *Tayra*), because the carnassial possesses "the internal tubercle which is wanting in *Galictis*." (= *Grison*). It is obvious that COPE did not know of the large species of *Grison* where the metaconid is present. When we compare the fossil in question with *Tayra* and with *G. allamandi*, there can be no doubt of its much closer resemblance to the latter. For instance, the relative strength of the carnassial. In the fossil jaw the length of  $p_4$  is 7.9 mm, that of  $m_1$  is 12.6, thus  $1.6 \times 7.9$  mm. In the skull of *Tayra* this ratio is 1.3-1.4, whereas in the large *Grison* I found 1.7-1.8, and in *G.*

*vittatus* 1.66–1.76. The posterior lobe of  $m_1$  is strong, as in *G. allamandi* and in *Pannonictis*. It is much flattened in the fossil, and so the protoconid rises rather high above it.

COPE did not mention other remains of this *G. macrodon*, but LEIDY (1869), who gave a figure of the mandibular ramus (Pl. XXX, fig. 1) figured also an upper carnassial (fig. 2 and 3) from the same locality. Relying on this figure the resemblance to *Pannonictis* is still greater than to *Grison*, because the talon, at its posterior end narrows so slowly that it passes back into the cingulum almost imperceptibly. However, the talon is broader and the anterior side of the tooth lacks the distinct blunt inward angle where the talon joins the main cusp (paracone), as it is seen in *Pannonictis* and in *Grison*. The length of the tooth seems to be 12 mm, thus corresponding with that of the lower carnassial; probably they have belonged to the same animal. The upper carnassial of *Tayra* is of a different build, and it leaves no room for doubt that the fossil Mustelid from Maryland must be termed *Grison macrodon* Cope, as NEHRING (1886 c) has already proposed.

The fossil species is distinguished from the living forms by its robustness and larger size (the length of  $p_2-m_1$  is 31.7 mm, in *G. allamandi* it can reach 26 mm), by the presence of two roots in  $p_2$ , by the flattening of the hind-lobe of  $m_1$  and by the somewhat broader talon of the upper carnassial. Both first-named characters make the pleistocene North American jaw, also morphologically, a link between the recent South American species, both of which are smaller and show a distinctly reduced  $p_2$ , and the geologically older, plio-pleistocene, forms which are larger and where  $p_2$  is not yet reduced.

A closer study of COPE's original material could not be made because, as the Curator Mr. JAMES REHN kindly informed me, the specimens in question are not in the possession of the Philadelphia Museum, and it is not known where they may be.

Also LUND's *Galictis intermedia* has been established on a fossil mandibular ramus with three teeth ( $p_3-m_1$ ) in place, found with other remains in a bone cave (Lapa Vermelha) in Minas Geracs, Southern Brazil. LUND (1841) figured this specimen (Pl. 46), and mentioned it in a list on p. 78, but gave no description. According to WINGE (1895), the name of *intermedia* points to the intermediate place the object takes between *Tayra*

*barbara* and *Grison vittatus*. Later on LUND got acquainted with the recent large *Grison*, with a metaconid on  $m_1$  and of the same size as the fossil jaw; he gave it also the name of *intermedia*. But it turned out that for the large *Grison* BELL had already established the specific name of *allamandi*, and so the name of *intermedia* had to be relinquished for the living species. It would thus be logical to term the fossil form *Grison allamandi fossilis*, but, according to WINGE (NEHRING, 1886 c), there are slight differences in form between the fossil and the recent jaw, and the premolars are somewhat weaker; so he retained for the fossil jaw LUND's specific name of *intermedia*.

I am greatly indebted to Dr. M. DEGERBÖHL, of the Universitets Zoologiske Museum, at Copenhagen, for entrusting to me the type-mandible and a fragment of a maxillary with  $m^1$  and the alveole of  $p^4$ , so that I am able to give a description with figure (Pl. I, figs. 6, 7) and measurements of these interesting objects. LUND's figures of the mandibular ramus appear to be almost true to the original in size and shape, with the exception of the premolars in his figure 2, the cusps of which are less strong and not directed forward, but slightly backwards, as is shown in his figure 1. In fig. 3 the undeniably weak hypoconid of the carnassial has not been indicated at all, nor is the alveole of  $p_2$ . The height of the ramus measured at the alveole of  $m_2$  is 11.4 mm (LUND's figure gives the ramus too high there, between  $p_3$  and  $p_4$  it is 10.2 mm. The distance from the incisura mandibulae to the alveole of  $m_2$  is 16.5 mm; to the anterior point of  $p_3$  it is 38 mm, and to the lowest point of the processus angularis 12 mm. The jaw has been broken off anteriorly through the alveole of the canine tooth; the upper portion of the coronoid process and the outer half of the condyle are lacking. Also the inner end of the latter is missing, and thus the condyle seems to be knob-shaped in figures.

The teeth are rather worn. Size and shape of  $m_1$  are those of *Grison allamandi*, but the premolars are weaker. The length of  $m_1$  is 10.6 mm in the fossil jaw and the length of  $p_1+p_2$  is 9.3 mm. In two jaws of *G. allamandi*, where the length of  $m_1$  is also 10.6 mm, that of  $p_1+p_2$  is 10.6 and 10.2 mm respectively. Although in the fossil jaw the premolars are thus but slightly smaller than in the large *Grison* when measured at the cingulum, this is strong in proportion to the rather small cusps which are the size of those in *G. vittatus*. In this respect the name of *Grison intermedia* is



appropriate again, for the fossil jaw stands between both living *Grison* species no less than between "*Galictis barbara*" and "*Galictis vittatus*."

The other *Grison*-like remain sent by Dr. DEGERBÖHL was also gathered by LUND in a pleistocene cave of Minas Geraes (Pl. I, fig. 6). The locality is not exactly known. The colour of the upper molar is somewhat different from that of the lower teeth described above. The molar is still in place in a fragment of a left maxillary which besides the upper portion of the alveole of the carnassial, the infraorbital foramen and the jugular process with the postorbital process. Without doubt we have also to do here with a remain of *Grison* for the number and the arrangement of the tubercles of the molar are perfectly similar to *G. allamandi*. The size points to a larger animal than that to which the lower jaw has belonged. The transversal diameter of the molar is 9.3 mm, and thus almost equal to that in the largest male skull of *G. allamandi* mentioned by NEHRING<sup>1)</sup> (1886 b), where this measurement is 9.5 mm and the lower carnassial is 12 mm long. However, the inner portion of the fossil molar is remarkably more expanded antero-posteriorly than the outer, more so than in both living *Grison* species and

---

<sup>1)</sup> In this publication also the milk-dentition and the shedding of the teeth in *Grison* and in *Tayra* have been described by NEHRING. On examining a series of four young skulls of *Tayra barbara* L. of different ages in the Zoological Museum. I came to a somewhat different conclusion regarding the sequence in which the milk-teeth are shed. NEHRING writes that after the shedding of the incisivi it are the canini and the foremost premolars (p<sub>2</sub>) which follow. "Am längsten halten sich die Reisszähne (dp<sub>3</sub> und dp<sub>4</sub>) und der hintere untere Lückzahn" (dp<sub>3</sub>). NEHRING had, however, but one young skull of *Tayra* at his disposal. I could state on all three skulls in which the incisivi and the two foremost premolars (dp<sub>2</sub> and dp<sub>3</sub>) were already replaced by the permanent teeth, that the milk canine is still present. And the latter is even the case in two skulls where the lower milk-carnassial has been shed. Without doubt, in the upper as well as in the lower jaw, it is the canine tooth which, as a rule, is shed last of all.

KHOMENKO (1932) has made the same observation in the young fossil skull of his *Hyaena borissiakii*, which he interprets as follows: "Die permanenten Eckzähne sind um soviel stärker, als die Milcheckzähne, dass bei deren gegenseitigen Vergleich es klar wird, dass das Raubtier erst mit dem Erscheinen der permanenten Eckzähne zum erwachsenen Tier wird." These words are fully applicable to *Tayra*.

In *Sus scrofa* and in *Sus strozzi* I could observe an analogue: the strongest incisivi (i<sub>2</sub>) erupt latest of all teeth, m<sub>3</sub> excepted.

in all other *Grisoninae* yet known. The ratio between the outer and inner expansion in *G. allamandi* is 1.07 on a average, in *G. vittatus* 1.00 (equal expansion of both parts), in a tooth of *Pannonictis pliocaenica* I found it to be 1.11, and judging by the figures this ratio in *Enhydrictis* and in ZDANSKY's Mustelid is not higher by any means. In the fossil molar of the pleistocene *Grison* this ratio is much higher, viz. 1.27, being 4.4 mm external and 5.6 mm internal expansion. This ratio I found also in *Martes foina*, where it is higher than in the genus *Mustela*. In *Tayra barbara* the variability in the form of teeth is remarkable and also the ratio in question is less constant than in *Grison allamandi*; in four skulls of *Tayra* it varies between 1.93 and 1.50; the average is equal to the ratio in *Martes martes*.

The pleistocene *Grison intermedia* LUND in this respect, as in the relative weakness of the lower premolars, is more specialized than both living species. The small recent species is more advanced as regards the loss of the metaconid on  $m_1$ , but, owing to the equal expansion of the outer and the inner portion of  $m_1$ , it is more primitive than both the other forms.

## RESULTS.

A recently found dentition of *Ursus etruscus* proves that the bear of Tegelen attained to the size of that of Val d'Arno and Val di Magra. The same species occurs in the fauna of Senèze and in that of Nihowan.

The teeth of *Hyaena perrieri*, which BERNSEN considered to belong together, in reality form part of one dentition. A direct lineage from *H. perrieri* to *H. crocuta* is not acceptable.

The Mustelidae of Tegelen (BERNSEN's *Mustela* spec.) must be referred to the genus *Pannonictis*, of which two species lived there, viz. *P. pilgrimi* and *P. pliocaenica*. The groove in the upper canine tooth is a characteristic feature caused by an infold of the enamel layer, as in the recent *Grison*.

Of both living species of *Grison* the larger *G. allamandi*, which still possesses a metaconid on  $m_1$ , exhibits the most resemblance to *Pannonictis*. The canine tooth from the Forest Bed, referred by NEWTON, to *Pleoca* spec. is not that of a seal, nor does the mandibular ramus from the Red Crag belong to *Lutra*; most probably both can be referred to the genus *Pannonictis*.

The pleistocene *Galeria macrodon* COPE, from Maryland, is a

*Grison* in which  $p_2$  is less reduced than in the recent forms. This large North American species is also geographically a link between the older Eurasiatic and the younger South American *Grisoninae*. LUND's species *Grison intermedia* must be maintained for some remains from a cave in Minas Geraes; the weakness of the premolars and the greater antero-posterior expansion of the inner portion of the upper molar show it to be more advanced than both living species.

## BIBLIOGRAPHY.

- ABEL, O., 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. — 644 p., 619 figs. Jena.
- BATE, DOROTHEA M. A., 1935. Note on the habits of *Enhydriactis galictoides*, with description of some limb-bones of this Mustelid from the Pleistocene of Sardinia. — Proc. Zool. Soc. London, p. 241-245, 2 figs.
- BERNSEN, J. J. A., 1931-'32. Eine Revision der fossilen Säugetierfauna aus den Tonen von Tegelen, V-VII, 2 pl. — Maandbl. Nat. Hist., Jahrg. 20-21, Maastricht.
- COPE, E. D., 1867. *Galera macrodon*, sp. nov. — Proc. Ac. Nat. Sc. Philad., p. 155 and 138. Philadelphia.
- KHOMENKO, I. 1932. *Hyaena borissiakii* n. sp. aus der Roussillon-Fauna Bessarabiens. — Trav. Inst. paléoz. Ac. Sci. U.R.S.S. 1, p. 81-136, 9 pls. Leningrad.
- KORMOS, T., 1931. *Pannonictis pliocaenica* n. gen., n. sp., a new Giant Mustelid from the Late Pliocene of Hungary. — Ann. Inst. Reg. Hung. Geol. 29, p. 163-177, 1 pl. Budapest.
- , 1934. Neue und wenig bekannte Musteliden aus dem ungarischen Oberpliozän. — Folia zool. et hydrobiol. 5, p. 129-158, 1 pl. Riga.
- LEIDY, J., 1869. The extinct Mammalian Fauna of Dakota and Nebraska. — Journ. Ac. Nat. Sc. Philad. 7, (2), p. 369, pl. XXX, figs. 1-3.
- LUND, P. W., 1841. Blik paa Braziliens Dyreverden för sidste Jordomvæltning V (Om de nulevende og uddøde Arter af Rovdyrenes Familie). — Kon. Danske Vidensk. Selsk., Naturv. Afh. 11, p. 1-82, pl. XL-XLVI, Kopenhagen 1845.
- MAJOR, FORSYTH C. I., 1901. On a new Mammal from Sardinia. — Proc. Zool. Soc. London 1901 (2), p. 625-628.
- , 1903. New Carnivora from the Middle Miocene of La Grive-Saint-Alban, Isère, France. — Geol. Mag. N. S. IV, 10, p. 537-538. London.
- NEHRING, A., 1885. Eine neue *Grison*-Art. *Galictis* (*Grisonia*) *crassidens* n. sp. aus dem tropischen Südamerika. — Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr., Berlin. p. 167-175.
- , 1886a. Über die Artberechtigung des grossen *Grison* (*Galictis crassidens* Nehring, resp. *G. Allamandi* Bell) neben dem kleinen *Grison* (*G. vittata* Bell). — Ibid., p. 43-55, 2 figs.
- , 1886b. Beiträge zur Kenntnis der *Galictis*-Arten. — Zool. Jahrb. 1, p. 177-212, 3 figs., Jena.

- NEHRING, A., 1886c. *Galictis crassidens* und *Galera macrodon*. – Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr., Berlin, p. 148–152.
- , 1887. Über die Lebensweise des grossen Grison (*Galictis crassidens*). – Zool. Garten 28, p. 252–254, Frankfurt a.M.
- , 1901. *Galictis canaster* Nelson, *Gal. crassidens* Nhrgr. und *Gal. Allamandi* Bell. – Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr., Berlin, p. 209–216.
- NEWTON, E. T., 1882. The vertebrata of the Forest Bed Series of Norfolk and Suffolk. – Mem. Geol. Surv. London.
- , 1890. On some new Mammals from the Red and Norwich Crag. – Quart. Journ. 46, p. 444–453, 1 pl., London.
- , 1913. On the Remains of *Ursus etruscus* (= *U. arvernensis*) from the Pliocene Deposits of Tegelen sur Meuse. – Verh. Geol. Mijnb. Gen. Nederland en Kol., Geol. Serie 1, p. 249–254, 1 pl., The Hague.
- PEI WEN-CHUNG, 1934. On the Carnivora from locality 1 of Choukoutien. – Palaeont. Sinica, C, 8, 1. Peiping.
- PILGRIM, G. E., 1932a. The genera *Trochictis*, *Enhydriactis*, and *Trochiarion*, with remarks on the Taxonomy of the Mustelidae. – Proc. Zool. Soc., p. 845–867, 2 pls. London.
- , 1932b. The fossil Carnivora of India. – Palaeontologia Indica, New Series, 18, pl. X.
- POCOCK, R. I., 1921. On the External Characters and Classification of the Mustelidae. – Proc. Zool. Soc. London 1921, p. 803–837, 13 figs.
- REICHENAU, W. VON, 1906. Carnivoren aus Mauer and Mosbach. – Abh. Hess. Geol. Landesanst. 4 (2), Darmstadt.
- RISTORI, 1896. L'Orso pliocenico de Valdarno e d'Olivola in Val di Magra. – Palaeontologia Italica 3, p. 14, etc., 6 tav.
- RÜGER, L., 1928. Beiträge zur Kenntnis der altdiluvialen Fauna von Mauer an der Elsenz und Eberbach a. Neckar. – Geol. Pal. Abh. N. F. 16, p. 197–232, 3 Pls., 8 figs. Jena.
- SCHLOSSER, M., 1890. Über die Bären und bärenähnlichen Formen des europäischen Tertiärs. Palaeontographica 46, p. 95–148, 2 pls., Stuttgart.
- STEHLIN, H. G., in A. DUBOIS† et H. G. STEHLIN, 1933. La Grotte de Cotencher. – Mém. Soc. paléont. Suisse, 52–53, 15 pls., 37 figs., Bâle.
- TEHARD DE CHARDIN, P. et J. PIVETEAU, 1930. Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). – Ann. Paléont. 19, Paris.
- WUTHOFER, K. A., 1889. Über die tertiären Landsäugethiere Italiens. – Jahrb. Geol. Reichsanst. 39, p. 55–82, Wien.
- WINGE, H., 1895. Jordfundne og nulevende Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. – E Museo Lundii 2, Afh. 4, 130 p., 8 pls. Copenhagen.
- ZIANSKY, O., 1924. Jung-tertiäre Carnivoren Chinas. – Pal. sin. C, 2, 1, p. 93–108, pl. 18–24, Peking.
- , 1927. Weitere Bemerkungen über fossile Carnivoren aus China. – Ibid. 4, 4, p. 1–30, pls. I, II.



# EXPERIMENTS ON THE LEARNING AND PROBLEM SOLVING OF *NYCTICEBUS TARDIGRADUS* L.

BY

F. J. GORTER.

---

Amongst mammals, the *Prosimiae* occupy a somewhat peculiar position. On the one hand they are supposed to form a link in the evolution of man (especially *Tarsius*), on the other hand to be akin to the most primitive of *Placentalia*, the Tupajids. The problem, how far the *Prosimiae* and *Simiae* are connected with each other, is only capable of solution by paleontological discoveries.

Some points of resemblance between the two groups (the five fingers, life in trees, position of the eyes etc.) are more or less primitive, or common in several groups of mammals, which used to be included under the name of *Archonta* GREGORY 1910; see WEBER, Säugethiere: i.e. *Primates*, *Dermoptera*, *Chiroptera*, *Insectivora menotyphla*.

There is however one group of characteristics of man, apes and monkeys, which certainly cannot be called primitive, i.e. the psychological qualities. The question remains, whether or not the *Prosimiae* possess these qualities either in a latent state or partially developed.

Psychological experiments on *Prosimiae* have not often been described. It is generally difficult to acquire the animals, and the experiments are difficult because of their nocturnal habits.

While living at Medan (Sumatra) I was able to obtain some loris (*Nycticebus tardigradus* L. or *N. coucang* Bodd., Malay Pukang or Kukang), caught in Deli. I kept them 2 years. They had been captured when adult. They certainly belong to the most inert and, regarded from a human point of view, the most "stupid" animals of this group.

Their inertia proved to be no hindrance to research, as they react very strongly to food at night. We must reckon with the characteristics of the animal, when comparing our results with

those obtained with other *Prosimiae* or *Simiae*, which are more active and dextrous.

BUYTENDIJK (1921) points out the importance of taking into account the influence of the natural habits of the *Simiae*, if we want to compare their dexterity in comprehending a given situation with that of other mammals.

NELLMANN and TRENDLENBURG (1926) refer to this question in the same way. This explains, the fact, that in the experiments of BIERENS DE HAAN (1932) a squirrel was able to perform certain actions (the lifting of a lid) better than most *Prosimiae*, because difficulties of this kind occur to the squirrel, when living in the open, searching his winter provisions.

Loris are stealthy, nocturnal animals: they do not show their habits willingly. One should have much patience in investigating their behaviour, otherwise one runs the risk of undervaluing their capacities.

As these experiments had to be stopped owing to unforeseen circumstances, many matters remain to be investigated. In spite of that I have tried to put together these incomplete observations in the present paper. In "De Tropische Natuur" (GORTER, 1934) I published some data concerning the biology of these animals.

#### METHOD AND MATERIAL.

*Nycticebus* belongs to the *Lorisidae*, occurring in S. E. Asia, in contrast with the *Lemuridae*, which are found in Madagascar.

*Nycticebus* can easily be kept in captivity. During the first months of their captivity the animals were kept in a cage to accustom them to the presence of people. After that they were put in a room, which had one window and one door. The window was always opened and wire-netting had been put over the opening, while in front of the door was a row of cardboard-sheets of 70 cm high, which they could not climb as long as there were no ridges between the pieces. A great many poles and ropes had been put in all directions in the room, and several boxes and cages served them for sleeping purposes.

Taking into consideration, that *Nycticebus* only moves very slowly, we can assume that the animals had as much freedom of movement as in their natural surroundings. The possibilities for observing the animals were exceptionally great: we could go about in the room amongst them without disturbing them. The animals were fed upon bananas; in addition to this insects were given, such as locusts. They will also eat small birds and boiled rice.

As incentive during the experiments living or recently killed locusts were used, as they are preferred to all other kinds of food. For some experiments it was necessary that the grasshoppers should not be alive, that

is to say, that they were inanimate: they were therefore drowned an hour before the experiment.

The following loris were used for the experiments:

R., a female, fat, not very active, very tame, slow, lazy, but she noticed everything, that occurred in her vicinity; sometimes she was rather quarrelsome and irritable.

A., a young female, extremely tame, lively and "agile", she soon got accustomed to things, was friendly and not quarrelsome.

S., a female, lean and pale, she remained shy up to the end of the experiments. She was lively and very quarrelsome and pugnacious.

I., a very young male, tame, nearly full-grown, not pugnacious, but very lively and agile.

## EXPERIMENTS.

### I. EXPERIMENTS ON ASSOCIATION AND MEMORY.

#### a. *Training-methods and technique.*

A short training was applied to three of these animals, until their reaction to a certain situation remained the same, i.e. with a certain low percentage of mistakes.

The method of training always consisted of the enticing with food and the giving it to them if they reacted in the right way, and quickly pulling the food away if they reacted in the wrong way. A definite punishment was not administered; the negative stimulus consisted in not receiving the food. In this method never more than one locust at a time was shown to them.

So, during the learning, the food was offered to them in such a way, that they could only react in one special way. In those cases there was no negative stimulus necessary at all. Usually this was repeated a considerable number of times (30-40): after that, the animal was made to choose between two locusts, to see, whether some association had been formed, but still it was always prevented from taking the wrong food. The inert nature of the loris is an advantage in this method, as the food could be pulled away in time if necessary.

In some cases the training-process as above described was omitted and the animal was trained making a choice. We cannot, of course, compare the rate at which the animals learned during these experiments, with the first method, where the animals were first trained with one locust at a time.

Live locusts were the best to use as enticement; the animals can easily eat large quantities of these at a time. They were offered to the *Nycticebi* with long forceps, which were supported by the wire netting of the cage to eliminate disturbing movements of either hand of the experimentator, and to exclude as much as possible the experimentator giving involuntary indications to the animals, or, better expressed, he should not train them involuntary by such small indications.

To put a question, the answer to which the experimentator does not know himself, was impossible without help of a second person, and even this would not be sufficient, as he would probably understand much sooner

than the *Nycticebi*. It is impossible to make the experiment completely mechanical, at least as long as we want to be able to pull away the food in time as a negative stimulus. Only a complicated apparatus would have made it possible to eliminate this error, but in my opinion the possibility of this error is sufficiently eliminated by supporting the farther end of the forceps, with which I presented the locusts. I avoided the animals choose between two locusts of different size, as this would disturb the results; the *Nycticebus* certainly prefers the bigger one.

*b. Results of training to accept food through the lowest hole in the wire netting of the cage.*

The first animal (R) was first trained to accept food through the lowest hole in the middle of the wire netting of the cage. In the course of 7 days, 100 live locusts were given to her one by one, first through the top hole, in the middle of the netting, and then, when the animal reacted positively, through the bottom hole. If the animal no longer reacted to the locust, offered through the top hole, it was given through the bottom hole after waiting one minute. The locusts were offered in series of ten. For every series of ten the failures were calculated; the number at first was not 50%, as in other techniques of experimentation, but as much as 100%, as the untrained animal did not make a choice, but simply took the proffered food without consideration, wherever it came from.

The learning curve accordingly has a slightly different appearance to the usual one (fig. I).

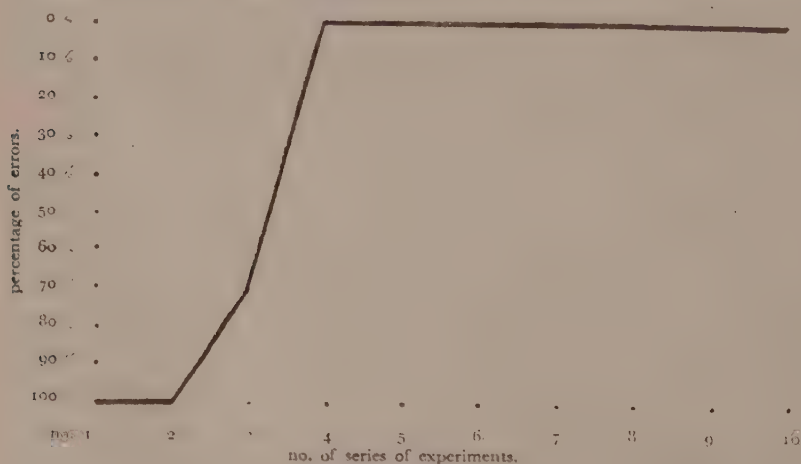


Fig. I.



It might be suggested, that the *Nycticebus* knew after 3 series of ten, that she could only obtain the locust the second time it was offered. Therefore, on the 7th day, when a 100 locusts had been offered through the top- and bottom hole, two locusts at a time were offered, one through each hole: the animal was made to choose between them 22 times, 17 times it chose the lower one, 5 times the upper one, but I took care never to let her have the upper ones. The learning had been on the hole successful. The fact that the *Nycticebus* again made some mistakes cannot be taken as a sign, that she had learned to get the second locust, but only as a sign of surprise of the animal over the new situation. Attention should be drawn to the fact that the animal sat at the top of the cage on a stick, while it came down, in most cases, to the locust, which was most distant.

When working with *Lemur catta*, BIERENS DE HAAN and FRIMA (1930) found this animal on a lower level in this respect: it went on for a long time choosing the door which was nearest.

The second loris was trained from the beginning to take the lower of the two locusts, offered at the same time through the top and bottom hole in the middle of the same cage (loris A). The upper locust was always pulled away, when the animal tried to take it. This of course was not reckoned as a right choice. Of the 32 pairs of locusts the animal chose the right one 20 times. There always was a certain hesitation. I did not succeed in reducing the percentage of mistakes (38%) by this means. If I held both in the middle and then waited till the animal drew near, to move one down, and one upwards, the animal generally followed the lower one, but the percentage of mistakes yet remained 30%. This was done to neutralize the fact, that the *Nycticebus* sat on her stick at the top of the cage. After a period of 3 weeks between this series of experiments and the next, the percentage of mistakes did not increase; probably the animal was under some disturbing influence all the time.

To the third loris (S) the locusts were again offered one at a time, as in the case of the first (R). Again they were first offered through the top- and then through the bottom hole. After 3 series of 10 the animal made no more mistakes, but when, afterwards, it was offered two grasshoppers at a time, it again sometimes chose the top one, namely in 3 out of 20 cases.

The results, when the animals were trained with one locust at a time, as was the case with R and S, were better than in the

case of A, which was trained with two locust at a time from the beginning.

*c. Results of training to choose the lower hole and exclusion of left hand choice.*

As the lower locust was always offered with the left hand, the upper one with the right, it is possible that the animals were trained to the aspect of the left hand, which of course looks like the reflected image of the right hand. Dogs are said to be able to distinguish between the two. To test, whether this assumption was true, the hands were frequently changed during several series of experiments. The first *Nycticebus* R. which had been trained with one locust at a time, made only few mistakes, when it could choose, in spite of change of hand by the experimentator, and seldom chose the upper insect: it chose the right hand about as often as the left. Even after an interval of 13 days the training still persisted.

Eleven days after that the animal again made several mistakes (3 out of 15 cases), and the left hand was chosen more often than the right, but more experiments after two days showed that no association with the left hand existed.

The animal A had to choose in the same way, the left hand underneath, and the right hand above, or the other way round (4 possible cases) after it had been trained rather incompletely on the bottom hole in the wire netting of the cage, (left hand underneath). This time too, as in the former experiments with A, the two insects were first held in the middle of the cage, until the animal came near. Then the one was moved downwards, the other upwards to reduce the influence of the perch of the loris. In 72% out of 47 cases it chose the bottom insect, in 58% of the cases the left hand. The training on the lower locust is not very manifest. The whole learning is as a matter of fact not very clear: the fact, that, later on in the experiment, the animal did not hesitate, as at the beginning, indicates, that there must be another factor which played a disturbing part in the otherwise successful learning.

*d. Results of training to choose the bottom hole, and keeping the incentive in the right or left hand.*

It is quite possible, that the *Nycticebi*, who watched all my movements, might remember in which hand I kept the locust,

which they had not obtained during the foregoing choice; I subsequently took a new grasshopper with the other hand, and then again took them both in the two forepaws.

In the following experiments with the *Nycticebus* R, I kept the remaining locust as usually in one of the hands, but I took care to hold it sometimes in one, sometimes in the other. Thus it was possible to control any association that might exist between the food and the closed hand (right or left). It was impossible to see any correlation between the hand, which had held the insect and the hand which was chosen. The animal in far the most cases took the bottom hand. Probably the movements, when taking a new locust are too quick for the *Nycticebus* to follow.

The results of these experiments, with the animal A, were the same; no correlation could be seen. Accordingly it is impossible that this correlation was the disturbing factor in the learning of *Nycticebus* A.

These control-experiments on the influence of the way in which the locust was held, were not superfluous, as it is known, that the more primitive monkeys react on certain details during the experiments, or minor parts of the situation, while the training was directed towards what, for the human mind, would appear to be a more general aspect of the situation, (BIERENS DE HAAN, 1925).

*c. Results of training to choose the left side of the cage, and exclusion of left hand choice by crossing the arms.* !

Following the successful training of the *Nycticebus* R, on the lower hole in the netting of the cage, it was tried which locust the *Nycticebus* would choose, when she was offered one to the left, and one to the right side of the cage.

The animal hesitated distinctly and finally did not accept either of them; when one locust was then moved downwards, the animal did not react till the grasshopper was right at the bottom of the cage. It was impossible to disturb its training to the bottom of the cage. I did not succeed in doing so till after 10 series of 10 experiments.

With A I did succeed, but then there hardly was any question of a foregoing learning, as the percentage of mistakes had been too high (30%). The training was carried on in the same way, by offering two locusts and pulling away the one it was not

to take. After two series of 10 the *Nycticebus* made hardly any more mistakes and chose the left one nearly always.

When the arms were crossed, the *Nycticebus* nearly always took the one on the left side of the cage, i.e. in 74% of the cases: so there was no left hand choice, but the novelty of the situation did have a disturbing influence. It was remarkable, with both R and A, how precisely they noticed all the details of the total complex of visible objects and their mutual relation; a small change was enough to confuse them.

If we compare this with the behaviour of the primitive monkeys of BIERENS DE HAAN (1925 & 1928) the essential features are the same: superficial or general similarity of objects is not recognized, as such is the case by human beings.

An even more striking example of the importance of apparently insignificant things for recognizing the complex of observation in the experimental animal is provided by the behaviour of the *Nycticebus* S, when it was subjected to *left side training*. This animal, like A, was trained, while choosing, to select the left locust. In the first 3 series of 10, the animal made only 7 mistakes. Then the experimentator crossed his arms, to see if the loris was not becoming inhabited to select the *left hand* insect, instead of the insect on the *left side of the cage*. This proved not to be the case, but on the other hand, the loris, which the different situation had induced to make more mistakes, viz. 36%, did not recover its certainty, not even when the arms were not crossed: (total number of experiments 36). The following day the percentage of errors was even greater (45%). At first this was attributed to the possible influence of the position of the stick which served as perch (compare BIERENS DE HAAN & FRIMA 1930). This perch was thrust through the netting on the right side of the cage, and when it was shifted to the left, the percentage of errors became somewhat smaller, but the left side training was by no means satisfactorily proved. The animal was very easily distracted and rather shy. It frequently would not accept the right locust, after it had chosen wrong several times, which of course did not encourage the formation of association. Three weeks later the most important disturbing influence was discovered, so that all the foregoing results were rendered clear.

As the animals were usually too sleepy by daylight, I made the experiments mostly in the evening, by artificial light. I



used a lamp of only 8 candle power, at a distance of 3 m, so as not to expose the animals too much to light. This lamp was opposite the cage of the loris on the left side; if I put a candle at about 1 m distance on the right side, the cage was lighted about evenly on both sides. The experiment was repeated thus, and again with light on the right side (candle only). The cage, the lamp and the candle were purposely kept in the same places to avoid introducing new elements into the observation-complex; the animal reacts to the details of its total impression, for it does not generalize situations. The result was, that with left light (as before) the percentage of errors rose to 50%, the choice was therefore indifferent. With light from both sides the *Nycticebus* made no mistakes, with right light it was the same, at least from the 2nd series of 10 experiments.

We may therefore assume that this *Nycticebus* reacts negatively to the light, positively to the training; if the two counteract each other, signs of training are absent or not clear, if the light is indifferent (from both sides) the training shows up well, while if both work together of course the result is the same. It is also possible, that the animal began to notice the direction of the shadows.

It was only *Nycticebus* S, who displayed these phenomena. It does not necessarily follow that every *Nycticebus* or every nocturnal animal would be so strongly influenced by light. It is quite possible, that the shy nature of this specimen was the cause of its marked negative reaction to light.

*f. Results of diminution of the distance between left and right hand locust.*

By gradually bringing the left and the right hand nearer together, loris R could gradually be taught to choose the most left locust, even when the distance between the two was reduced from 40 cm to only 10 cm. Before the animal had got as far as this, it had been tried how it would react to a sudden diminution of the space. Usually this confused it. If one insect, within 15 minutes, was held in the middle and one to the right, it chose the one nearest to the left, that is the one in the middle of the netting before the cage, in not more than 50% of the cases; if only one was held to the left, one in the middle, it usually took the left one. This would appear to show, that the animal was trained to an *absolute characteristic* (left before the

case). it did not choose the *relatively* most left. This is not in accordance with BIERENS DE HAAN's experience (1928), who observed that when both objects were moved in a negative direction, two of the lower monkeys still chose the most positive one, that is in this particular case, that they were influenced by relative characteristics. Perhaps this indicates a higher development in the monkey, or at any rate a more human method of reaction.

#### g. Discussion.

These experiments prove that the memory of these animals on learning remains for a long time, certainly for some months (in KÖHLER's chimpansies 13 months). Unfortunately we cannot compare these experiments with BIERENS DE HAAN's (1928); they are too incomplete or not sufficiently specialized in that direction.

I have found that the *Nycticebus* is not so amenable to training as a lower monkey, and certainly not so good as a quick and "higher" specimen, like BIERENS DE HAAN's "*Cobus*", not even with much more patience (on account of its indolence). We may say with almost certainty that *Nycticebi* are less susceptible to training than *Carnivora*. Checking experiments which I made with a domestic cat and a Luwak or Musang (*Paradoxurus hermaphroditus* Pall., also point in this direction. The *Nycticebus* learns after comparatively few repetitions, but often continues to make many mistakes. It is very easily disturbed by secondary conditions (lighting, arrangement of the experiment, involuntary movements of the experimentator), which points to observation of the surroundings as one complex; if one detail of the visual complex is changed, the whole complex is no longer recognized as such.

This is found with monkeys too (with *Nemestrinus*, BIERENS DE HAAN 1928), and dogs, (DE JONG 1919). Loris show a keen power of observation, but not the perception of resemblances (power of combination) as in man.

The interest in one particular article of food is of comparatively short duration. Nothing can be observed of the kind of intelligence or the use of instruments. Neither are the searching movements of this species strongly developed, perhaps on account of its limited activity. In the virgin forest the creature will probably have had food in abundance. Thus it took several

weeks, for instance, before one of the *Mytilicebi* learned to put its hand through the bars of a cage, if that was the only way to get the food.

## 2. EXPERIMENTS ON THE SOLUTION OF NEW PROBLEMS.

If food is concealed in the presence of the experimental animal, in the same sort of way as BIERENS DE HAAN did it, the animal is confronted with the problem of how it can attain its food. If it is still able to hear or smell the same, it will be continually instigated to further search, being chiefly guided in its endeavour by its olfactory and auditory organs. If on the other hand it can no longer perceive it by these senses, it will only continue its search as long as the first impression lasts (delayed reaction).

In searching the animal may or may not be guided by a perception of the way the food has disappeared. Of course it may find it without any comprehension of the situation by simply blindly searching and accidentally finding it (trial and error). It can usually be seen by the manner in which it sets about its search whether it is doing it by understanding or not. Moreover the animal, that solves the problem by „intelligence”, will usually solve the same difficulty again and again without errors, while one that does it by “trial and error” will only gradually learn how it can be done, more and more quickly and finally with immediate success.

McDOUGAL's research on rats throws doubt on this subject, but he prepared his animals for the experiments beforehand.

In my experiments locusts were usually used as decoy, that had been drowned, as these could not be heard after they were hidden, live ones could.

The problems presented may be divided into three groups:

a. In some of the experiments the food was concealed within sight of the loris in a box of  $10 \times 20$  cm, 15 cm high, closed by a hinged lid;

b. in the same box with the lid left open;

c. in some of the experiments the food was covered by the same box turned upside down without the lid.

a. First series of experiments. Locusts killed under water. Arrangement of experiments: the loris could move about freely

in a chamber with numerous perches. Box with hinged lid which could be closed.

There was a slit of 2 mm, by means of which the *Nycticebus* could easily lift up the lid with its fingers, or even with its nose. It was observed, that the animal always used its nose for this purpose, the hand was used only for grasping its prey.

The box stood on the ground, the loris had not the least objection, if necessary, to persuing their food across the floor.

In the first place it is necessary to ascertain whether the *Nycticebi* really search long enough to be used for these kinds of experiments.

The answer to this proved to be affirmative, although some specimens, such as the animal S, lost the impression of the food very rapidly (within 15 seconds), at all events they only searched for a short time and then went on, apparently quite contented. Animal I searched for a whole minute, the others for a shorter time; R alone searched for more than one minute, but it proved later that this was not a real case of delayed reaction, as R had already made acquaintance with the box in connection with locusts beforehand. There was, therefore already formed an association, by which the box had acquired a significance for the animal (by FISCHER's "Erinnerung"). If the box was placed open before it, R came to it immediately and looked inside; this happened repeatedly, in spite of the absence of locusts. If the box was put down closed, R would stay as long as 2 minutes in the vicinity waiting for the contents to appear.

In my further experiments, therefore, I first showed the locust and let it fall into the box close to the face of the *Nycticebus*, while I released the lid of the box, which I held in the same hand as the insect so as to eliminate my personal influence as much as possible. If I stayed near, the *Nycticebi* always looked at me within 10 seconds, which might distract their attention. The indolence of the animals was a fortunate circumstance; with quicker animals it might not have been possible to disappear sufficiently quickly from their sphere of attention.

Loris A failed to find the dead locust 12 times. It looked behind and beside the box. After two days the experiments were continued with *live* locusts. The 6th time the grasshopper, after the box was closed, again appeared before the slit (2 mm), inside the box. *A opened the box with its nose and seized the grasshopper;*



then it pushed the lid further open, extracted another grasshopper and then went away. The following experiments were unsuccessful, the animal only sniffled at the slit. NELLMANN and TRENDELENBURG's Rhesus monkey, after being once shown the way by the experimentator, knew how to extract a piece of fruit from his pocket.

From now on the finding of the grasshopper by A could no longer be regarded as the solution of the problem (Primäre Aufgabenlösung of NELLMANN and TRENDELENBURG), the *Nycticebus* had learned to recognize the box as a source of food. But we may compare A's progress with that of McDougall's rats.

When the experiment was continued 12 days later, it was evident that A had not entirely grasped the situation. It only recognized the box, as was shown by its continual searching, which resulted finally in opening the box after I had already dropped 5 grasshoppers into it successively, before its eyes. The animal did not comprehend, therefore, that the insects it saw, disappeared into the box, one by one, it was only instigated to search by the sight of a grasshopper, and as the box had become a recognized source of food for the animal, it was carefully examined. Opening the box occurred spontaneously, so that we may assume that the animal remembered the mechanism of the lid. A opened the box three times more and devoured the contents, but it never reacted directly to the disappearance of the insect by opening the box, it always sought elsewhere for at least a few seconds: in 8 cases it did not extract the insect at all. Finally the experiments degenerated altogether, as A opened the box, now and then, to see if there was anything in it, even when I had not showed anything. When I once let a dead locust fall behind the box, A opened it after a few seconds to see if there might be more food in it, the locust remained untouched lying beside it (formation of the association: box-food).

The animal, therefore, was barely on one level with McDougall's most inferior rats. At the same time we must take into consideration:

1st: that McDougall's rats were assisted until they succeeded, while the *Nycticebus* succeeded of itself, even if only by accident.

2nd: that the *Nycticebus* reacts much more slowly, so that the failure in its case may be due to our impatience.

Another *Nycticebus*, R, searched diligently and felt at the slit, but never got as far as opening the lid, not even when live

locusts were in it. Further it did not even imitate A; only once it came with it to eat up what was in the box after A had opened it. It did not open the box afterwards of its own accord.

A third *Nycticebus* I, like A, only reacted to the sound of live locusts. It made distinct listening-movements, seized the whole box and ate one of the insects that was visible through the slit, but reacted further negatively, just as it did to dead locusts.

A fourth *Nycticebus*, S, reacted negatively.

b. In a second series of experiments I dropped a dead locust into the same box without closing the lid. A and R, after some search on the ground near the box always reacted positively, the other *Nycticebi* negatively, while they only reacted for a short time and were more shy. (The *Nycticebus*, crawling on the ground, could not see over the edge of the box).

It is very significant, that neither A nor R, directly after the experiment, picked out the locust from the box after the lid had shut again, as was the case in the experiments under a. It can, thus, by no means be said, that the problem is solved.

That a *Nycticebus* can pick a dead insect out of an open box is something the same as that it can find one sitting still in a hole in a tree, so that this is a familiar situation for these animals, that were captured in the forest (NELLMANN and TRENDLENBURG's *Secondäre Aufgabenlösung*).

The animal searches because it is instigated by the actual sight of the food, but the direction in which it will seek, when that has disappeared, is not determined by it. If the *Nycticebus* really sees in what direction the insect disappears so quickly, this rapid visual impression is apparently not enough to guide it in its search, because this impression does not endure long enough.

If several live locusts are let out before them and they make a false snatch, they hardly ever make a second attempt at the same insect, even if it comes down again close by; it would appear that the animals' reactions are too slow for this.

The abundance of food in the virgin forest probably induces this searching at random.

c. A third series of experiments were made with the inverted box without lid. As appeared later, the animals could easily push it aside or turn it over, as also an inverted wire cage with locusts, heavier yet, which they quite accidentally knocked over. In these experiments the animal's search had no results either.

Finally I decided *to help* one of the loris, viz. A. I laid a dead locust before it, and after it had been observed, I covered it up, putting the edge of the box on one of its forehands. This experiment gave a negative result too: the *Nycticebus* only drew back its hand and searched round about the box. If I lifted the box up after  $\frac{1}{2}$  minute, the animal had by that time always left off searching.

According to HUNTER, dogs would search for at most five minutes.

d. Discussion. If these experiments with the box, inverted or not, are compared with those on monkeys by NELLMANN and TRENDLENBURG, and by BIERENS DE HAAN on monkeys and Lemurs with the inverted flower-pot or the cigar-box, the tobacco-tin and the drawer, it will be seen:

1. that the searching and opening is usually done by loris and Lemurs with the nose, the seizing with the hand *Nycticebus* A sometimes with the mouth; a baboon of NELLMANN and TRENDLENBURG grasped with two fingers (thumb and forefinger).

2. that helping, even "putting through the action", is no use: BIERENS DE HAAN fed *Lemur cinereiceps* from the tobacco tin, I placed the box on A's hand, DE JONG assisted dogs, with negative results, but McDougall assisted rats with positive results.

3. that at random search, by "trial and error", for the food could usually be observed (CLAPAREDE's "intelligence empirique", but intelligent search never ("intelligence proprement dite").

4. that it was no difficulty for BIERENS DE HAAN's Lemur to turn over an inverted flower-pot, but the inverted box was for the *Nycticebi*: in all probability this was not due to too little activity, dexterity or strength in the *Nycticebi*, but to absence of comprehension of the *direction* in searching. This might be partly due to the inertia in observation and action of the *Nycticebi*, partly to their actions being in fact on a lower level.

5. that if the loris A and R happen to find the solution of a problem themselves, then they learn quickly.

BIERENS DE HAAN's third Lemur (experiments with tobacco tin) stood on about the same level; some specimens of lower monkeys did not find the solution themselves at all.

Thus we see, that there is no question of acting with intelligence in *Prosimiae*, as there is some in apes. It is possible, that

some capacity for it may be shown in some *Prosimiae*, but it is certainly not demonstrated by the present experiments.

### CONCLUSION.

As I have mentioned above, in spite of some success with the training experiments, the number of errors is still too great to be able to make good use of the training for prosecuting further experiments. I was therefore not able to set up any experiments of the perception of colour, without necessarily weakening the results by the too great percentage of errors.

BIERENS DE HAAN came to similar conclusions in regard to Lemurs; although in one species, as in monkeys, colour-sense could be demonstrated. The results were not very clearly positive, because amongst other things, in my opinion, the preference was not strong enough. One of BIERENS DE HAAN's Lemurs, however, was obviously colour-blind (Lemur mongoz I). It might be possible to find out experimentally whether the *Nycticebus* is colour-blind or not; I should expect him to be, considering his nocturnal habits.

I hope later to give an account of more extensive experiments with these animals.

### LITERATURE CITED.

- BIERENS DE HAAN. Versuche über den Farbensinn der Affen. Tijdschrift Nederl. Dierk. Vereen. (2) 19, 3, 71. 1925.
- , Experiments on vision in monkeys. I. The colour sense in the pig tailed macaque (*Nemestrinus nemestrinus* L.) J. of Comp. Psych. 5, 6, 417, 1925.
- , Über Wahrnehmungskomplexe und Wahrnehmungselemente bei einem niederen Affen (*Nemestrinus nemestrinus* L.) zugleich Versuche über das Sehen der Affen II. Zoologische Jahrbücher 42, 272, 1925.
- , Über Wahl nach relativen und absoluten Merkmalen (Versuche an Affen und Bienen). Zeitschr. f. vergl. Physiol. 7, 3, 426, 1928.
- , Über das Suchen nach verstecktem Futter bei Affen und Halbaffen. Ibidem, 11, 4, 630, 1930.
- , Über das Suchen nach verstecktem Futter bei einigen Procyoniden und einem Eichhörnchen. Ibidem, 17, 2, 270, 1932).
- and MARG. FRIMA, Versuche über den Farbensinn der Lemuren. Ibidem 12, 3-4, 603, 1930.
- BLUTENDIJK. Considérations de psychologie comparée à propos d'expériences faites avec le singe *Cercopithecus*. Arch. Néerl. de Physiol. de l'homme et des animaux, 5, 42. 1931.
- CLAPARÈDE, La psychologie de l'intelligence, Scientia, 22, 1917.



- DRESCHER and TRENDELENBURG, Weiterer Beitrag zur Intelligenzprüfung an Affen (einschliesslich anthropoiden). Ibidem, 5, 613, 1927.
- McDOUGALL and McDOUGALL, Notes on instinct and intelligence in rats and cats. J. of Comp. Psych., 7, 2, 145. 1927.
- FISCHEL, Über die Bedeutung der Erinnerung für die Ziele der tierischen Handlung. Zeitschr. f. vergl. Physiol., 9, 4, 636. 1929.
- GORTER, Waarnemingen bij *Nycticebus tardigradus*, de plompe lori, De Tropische Natuur, 23, 2, 21. 1934.
- HUNTER, The delayed reaction in animals and children, Behavior Monographs, 2, 1, 6. 1913.
- DE JONG, Recherches sur la formation d'idées chez le chien, Arch. Néerl. de Physiol. de l'homme et des animaux. 3, 1919.
- KÖHLER, L'intelligence des singes supérieurs, Alcan. Paris, 1931.
- NELLMANN and TRENDELENBURG, Ein Beitrag zur Intelligenzprüfung niederer Affen, Zeitschr. f. vergl. Physiol., 4, 2, 1926.
- WEBER, Die Säugethiere, Fischer, Jena, 1926.

# CRYPTORRHYNCHUS GRAVIS F. UND DIE URSACHEN SEINER MASSENVERMEHRUNG IN JAVA

VON

A. D. VOÛTE.

---

## EINLEITUNG.

Schon längere Zeit hat die Mangakultur in einigen Teilen Niederl. Indiens von einem Käfer zu leiden, der an vielen Orten die ganze Ernte ungeniessbar machen kann. Bis jetzt hat die Kultur besserer Mangas sich in den Strecken konzentriert, wo der Mangakäfer gar nicht oder nur sehr sporadisch vorkommt, wodurch dieses Insekt z.Zt. hauptsächlich eine Plage der minderwertigeren Mangasorten ist. Nun aber, da besonders durch die Arbeit des Herrn J. J. OCHSE der Obstbau während der letzten Jahre einen immer grösseren Aufschwung genommen hat, und in grösserem Massstabe Proben mit der Anpflanzung in Strecken genommen wurden, wo die Kultur bis jetzt nur eine untergeordnete Stellung einnahm, ist das Mangakäferproblem dringender als je geworden: darum wurde es am Institut für Pflanzkrankheiten in Buitenzorg Java in Behandlung genommen..

Zuerst beschäftigte Dr S. LEEFMANS sich damit. Er beschränkte sich hauptsächlich auf das Bestimmen der Art und das Anstellen orientierender Beobachtungen betr. die Lebensweise des Tieres, wodurch er schon gleich entdeckte, das der auf Java vorkommende Käfer ein anderer war, als bisher angenommen wurde. Da Dr LEEFMANS keine Zeit hatte das Problem weiter auszuarbeiten, wurde es im Frühjahr 1929 Herrn Dr J. VAN DER VECHT übertragen, der sofort mit orientierenden Untersuchungen begann und die Dauer der verschiedenen Stadien feststellte. Als er soweit war, erhielt er einen anderen Auftrag, sodass er sich dem Problem nicht weiter widmen konnte. Der Verfasser dieser Arbeit wurde dann mit der Weiteruntersuchung dieser Insektenplage beauftragt und Dr VAN DER VECHT stellte ihm dafür seine Aufzeichnungen zur Verfügung. Im Jahre 1932 wurde der Verfasser nach Malang versetzt, so dass er die Untersuchungen nicht vollenden konnte. Die noch nicht vollendeten Serienbeobachtungen wurden unter Leitung von Dr FRANSSEN fortgesetzt, dem hiermit der gebührende Dank erstattet wird.

Die Untersuchungen wurden grösstenteils in Buitenzorg und in der Umgebung von Pasar Minggoe angestellt, wobei der Leiter des Reichs-Obstgartens, Herr MAGIELSE, immer die grösste Unterstützung gewährte. Ausserdem schickten viele „Landbouwkonsulenten“ die durch ein Rundschreiben dazu aufgefordert waren, Material und Angaben an den Direktor des Instituts für Pflanzenkrankheiten. Auch diesen Mitarbeitern gebührt grosser Dank.

Nachdem der Lebenslauf und die Lebensweise der verschiedenen Stadien möglichst vollständig festgestellt war, versuchte man die Faktoren näher kennen zu lernen, die auf die Entstehung der Plage Einfluss ausüben. Es wurde untersucht, in welchem Umfang es möglich wäre in den Gärten für die Mangakäfer ungünstige Faktoren zu schaffen. Hierbei dürfte man nicht vergessen, dass die Mangakultur eine Kleinkultur ist und die Bäume fast immer zwischen den Wohnhäusern stehen. Daher konnten nur Bekämpfungsmittel in Frage kommen, die einfach und ohne Gefahr für die einheimische Bevölkerung angewandt werden konnten. Man konnte schwerlich die Pflanzen mit starken Giftstoffen bestäuben oder bespritzen, da wahrscheinlich Hühner und andere Haustiere und vielleicht auch Menschen damit in Berührung kommen könnten.

Betr. die *Wirtschaftliche Bedeutung* des Mangakäfers sei das Folgende gesagt.

Die Infektion bewirkt, dass die Früchte zwar noch teilweise konsumiert werden können, aber doch im Vergleich zu den gesunden Früchten minderwertig sind. Sie hat keinen besonders grossen Fruchtfall zur Folge, so wie SUBRAMANYAM das von Manggas berichtet, die durch *Cryptorrhynchus mangiferae* befallen sind. Es scheint sogar dass die vom Mangakäfer befallenen Früchte weniger abfallen als die nicht infizierten.

Von den abgefallenen Früchten von 11 kontrollierten Kebembem-Bäume aus der Umgebung von Batavia waren in der ersten, zweiten u.s.w. Woche, nachdem die ersten Eier abgelegt waren, 2%, 13%, 9%, 14%, 27%, 29% und 28% dieser Früchte von den Käfern infiziert.

Maximal war dies noch nicht 30%, während bei der Ernte es sich herausstellte, dass 46% der Früchte Eier des Käfers enthielten. Eine Ursache hierfür konnte nicht angegeben werden. Es ist selbstverständlich, dass dieser Umstand für die Mangabaumbesitzer unvorteilhaft ist. Wenn gerade nicht infizierte Mangas abfallen, wird bei der Ernte der Prozentsatz der infizierten Früchte um so höher sein.

Die Mangasorten, die in Java von Mangakäfer befallen werden und also für unsere Übersicht in Frage kommen sind die folgenden: *Mangifera indica* L., *M. foetida* Lour. und *M. odorata* Griff.<sup>1)</sup> Nach OCHSE blüht *M. indica* von Juli bis August mit einer Ernteperiode von September bis November, *foetida* von Mai bis Juni mit einer Ernteperiode von September bis November und *odorata* von Juni bis September mit einer Ernteperiode von August bis Dezember.

Da die Blütezeit der Mangas vom Eintritt der Trockenperiode abhängig ist und in dieser Periode vorkommende Regenfälle die Blüte vernichten können – meist tritt dann eine Nachblüte auf – blühen die verschiedenen Sorten in dem trocknen Ost-Java mit seinem völlig regenlosen Ost Monsun viel regelmässiger als in West Java, wo es auch während der Trockenzeit noch tüchtig regnen kann.

Infolge dieses feuchten Klimas dauert nicht nur die Blütezeit in West-Java länger, sondern es blühen auch während der Regenzeit immer einige Bäume, besonders wenn, während der hervorgehenden Trockenperiode, die Blüte durch Regenfälle ganz oder teilweise vernichtet wurde.

Die besseren Mangasorten werden fast ausschliesslich in den trocknen Teilen Javas (Ost- und Mitten-Java) angepflanzt. In West-Java findet man nur geringere Varietäten, die jedoch von der dortigen Bevölkerung gern gegessen werden.

Die Manga ist ein Tieflandbaum. Nur *odorata* wird in 1000 m höhe angepflanzt.

Mangas werden gewöhnlich nicht als Obstgärten angepflanzt, sondern auf den Höfen der Häuser der Eingeborenen, Chinesen oder Europäer.

In der *Fachliteratur* werden zwei verwandte Käferarten als ernsthafte Schädlinge der Mangabäume genannt: *Cryptorrhynchus gravis* F. und *C. mangiferae* F. Über beide Arten findet man viele Literaturangaben. In den meisten Fällen werden sie nur als Schädlinge genannt. FLETCHER, SEN, RUTHERFORD und SUBRAMANYAM behandeln sie ausführlicher. In der Niederl.-indische Literatur wird der Mangakäfer mehr oder weniger intensiv

<sup>1)</sup> *Mangga wangi* ist eine in der Umgebung von Batavia gezüchtete minderwertige Varietät von *M. indica*. *Baljan* ist eine Varietät von *M. foetida* und *Kebembem* und *Kueni* sind Varietäten von *M. odorata*.



VON DAMMERMAN, LEEFMANS, TAN, VORDEMAN und WESTENDORP behandelt. Von vielen ausländischen Artikeln konnte nur ein Referat in der R.A.E. benützt werden.

### SYSTEMATIK.

LEEFMANS hat überzeugend nachgewiesen, dass die in Niederl. Indien vorkommende Art *gravis* und nicht *mangiferae* ist, wie in früheren Angaben behauptet wurde. Auch im Britischen Museum wurden die zur Bestimmung eingesandten Exemplare als *gravis* bestimmt.

Vom Genus *Cryptorrhynchus* kommen in Niederl. Indien 2 Vertreter auf Mangabäumen vor, nämlich *gravis* und *goniocnemis* MARSH. (s. MARSHALL, 1926). Von den zuletztgenannten Art lebt die Larve in den Zweigen, so dass Verwechslung ausgeschlossen ist. Leichter konnte *gravis* mit *mangiferae* verwechselt werden, der jedoch bis jetzt nicht in Niederl. Indien angetroffen wurde. Da dieser Käfer in Malakka gefunden wird, kann man erwarten, dass er, wenn die hiesigen Verhältnisse für ihn günstig sind, innerhalb kürzerer oder längerer Zeit auch hier anzutreffen ist. Am besten sind die Käfer in ihren Jugendstadien voneinander zu unterscheiden, da die Larven von *gravis* im Fruchtfleisch, die von *mangiferae* im Kern leben.

### GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG.

Das Verbreitungsgebiet von *C. gravis* beschränkt sich auf S.O. Asien. Der Käfer wird gefunden in Bengalen (M. LEFROY und HOWLETT, FLETCHER, MISRA und SEN), Assam (M. LEFROY und HOWLETT, FLETCHER und MISRA), Burma (FLETCHER, MISRA), Malakka (CORBETT und GATER) und Niederl. Indien (LEEFMANS).

Innerhalb Niederl. Indien ist der Käfer über Sumatra, Java, Borneo, Banka und Bali verbreitet. Vielleicht kommt er auch auf anderen Inseln vor, aber darüber fehlen uns nähere Angaben. Auf Celebes scheint er gänzlich zu fehlen.

Auf Java kommt der Käfer ausschliesslich im Westen vielfach vor, im Osten jedoch äusserst sporadisch. Von den verschiedenen „Landbouwkonsulenten“ wurde berichtet, dass die Käfer zahlreich in Tandjoeng Sari, Nord-Bantam, Buitenzorg und Soekaboemi vorkommen. In Cheribon sind die Käfer hauptsächlich

in nassen Jahren zahlreich, in Salatiga aber treten sie wieder vielfach auf. Ausserdem wurden noch einige Käfer in Blitar, Kedoe und Banjoemas angetroffen. Die Käfer fehlen gänzlich oder nahezu gänzlich in Bondowoso, Jogjakarta, Soerakarta, Madioen, Ponorogo, Lawang, Bodjonegoro, Grisee und Ost Priangan. Ausserdem wurden vom Verfasser persönlich die Gärten in der Umgebung von Pasocroean und Malang untersucht, jedoch wurden keine Käfer angetroffen. Doch fehlen auch in Ost Java die Käfer nicht gänzlich. In Malang wurden z.B. infizierte Früchte von Dr J. BETREM und von einigen Schülern der dortigen A.M.S. angetroffen.

Auf Sumatra scheint in der Umgebung von Padang, Medan und Kotta Radja beinahe die ganze Ernte infiziert zu sein.

### BESCHREIBUNG DER STADIEN.

Die Eier des Käfers sind ungefähr  $\frac{1}{2}$  mm lang und 0,3 mm breit, oval und farblos. Man findet sie auf der Schale der Frucht, immer überdeckt mit einer harten braunen Substanz. Meistens wird vom Käfer eine halbmondförmige Rinne um das Ei in der Schale ausgebissen. Die aus dieser Rinne austretende Gummi wird mit Exkrementen gemischt, sodass statt eine Rinne ein halbmondförmiges Wällchen entsteht. Zuweilen ist soviel Gummi aus der Wunde herausgekommen, dass das ganze Ei dadurch überdeckt ist.

Die Larve ist weiss mit braunem Kopf. Wenn sie gerade aus dem Ei gekommen ist, hat sie eine Länge von 1,09 mm und eine Breite von 0,17 mm, für die erwachsenen Larven sind diese Masse 13 und 3 mm.

Die Puppe ist 6 mm lang und anfangs gelb-weiss. Nach dem ersten Tag fangen die Augen an dunkler zu werden, am nächsten Tag sind die Augen braun, während die Kniee schon dunkel angegeben sind, nachher werden die Augen schwarzbraun, die Beine bräunlich und einen Tag später fangen die Tiere an die Beine zu bewegen.

Die Käfer sind schon so oft und ausführlich beschrieben worden, dass eine weitere Beschreibung mir unnötig scheint.

### ENTWICKLUNGSDAUER DER STADIEN.

In der Umgebung von Buitenzorg fand die Entwicklung der Eier in  $5\frac{1}{2}$  bis 7 Tagen, durchschnittlich in 6 Tagen statt. Die

Larven entwickelten sich in 30 bis 36 Tagen, durchschnittlich in 33½ Tagen und die Puppen in 5 Tagen.

Die Dauer des Ei- und Larven-Stadiums wurde in Buitenzorg festgestellt an 25 Beobachtungen. Ei und Puppenstadium wurden im Laboratorium untersucht, das Larvenstadium im Freien, da die Larven im Laboratorium nur mit grösster Schwierigkeit lebendig gehalten werden konnten.

Dass die Entwicklungsgeschwindigkeit von äusseren Umständen abhängig ist, zeigten einige Beobachtungen, welche in Pasoeroean angestellt wurden. Die Dauer des Larvenstadiums war hier durchschnittlich 25,7 Tage mit einer Variationsbreite von 11 Tage. In Pasoeroean ist es wärmer und tröckner als in Buitenzorg und ausserdem wurden viele Früchte, in welchen die Tiere gezüchtet wurden, an der eine Seite von der Sonne beschienen, so dass die Früchte lokal zuweilen stark geheizt wurden.

Die in Pasoeroean gefundenen Werte sind nicht so genau wie diejenigen, die in Buitenzorg erhalten wurden da in der gesammten Entwicklungsdauer von Ei, Larve und Puppe die buitenzorgschen Werte für Ei- und Larvenstadium interpoliert wurden.

Die gesammte Entwicklungsdauer beträgt in der Umgebung von Buitenzorg daher etwa mehr als 40 Tage, in Pasoeroean 36 Tage.

## DIE FORTPFLANZUNG.

### *Reifungsfrass und Befruchtung.*

Bei den jungen Käfern sind die Geschlechtsorgane noch nicht sofort entwickelt. Sie sind von einem dicken Fettgewebe umgeben und wachsen während der ersten 6 Wochen weiter aus, in welcher Periode ein grosser Teil des Fettgewebes absorbiert wird. Erst nach dieser Zeit sind die Käfer im Stande die ersten Eier ab zu legen.

Ist das Weibchen geschlechtsreif, so wird es begattet, was während der Periode, in welcher Eier abgelegt werden, oft wiederholt wird. Eine einmalige Begattung genügt um das Weibchen viel Male hintereinander entwicklungsfähige Eier ablegen zu lassen.

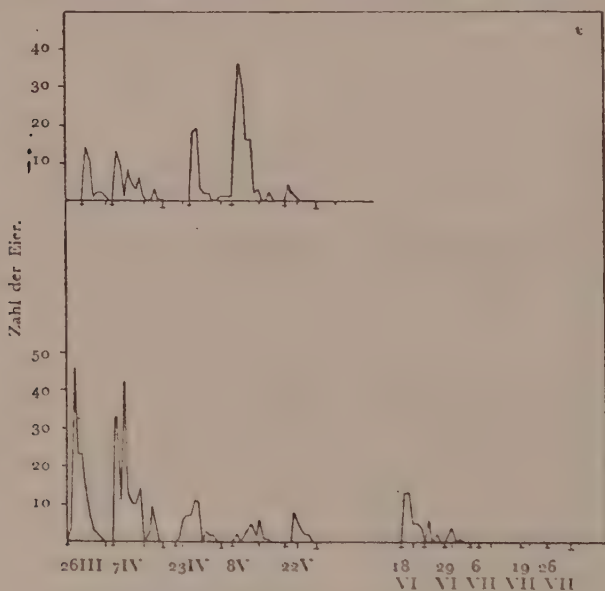
### *Die Ablage der Eier.*

Wenn man die Stelle, an welcher das Ei abgelegt wurde genau untersucht, sieht man, dass der Käfer zuerst die Schale an der betreffende Stelle angebissen hat, so dass die junge Larve die

Schale nicht zu durchlöchern braucht. Das austretende Gummi wird vom Käfer mit Exkremente gemischt und mit der in dieser Weise entstandenen harten Substanz wird das Ei überdeckt. Dass der Käfer nachher eine halbmondförmige Rinne um das Ei ausbeisst, wurde schon bei der Beschreibung der Eier erwähnt.

### *Die Dauer der Periode der Eiablage.*

Wenn die Käfer fortwährend im Stande sind Eier ab zu legen, d.h. wenn ihnen immer halbreife Früchte zur Verfügung stehen, ist die Periode, während welcher regelmässig Eier abgelegt werden nur kurz. Aus der graphischen Darstellung I geht hervor, dass die Eier zum grössten Teil innerhalb 5 Wochen abgelegt



Graphische Darstellung I. Zahl der Eier, die von zwei Gruppen je von 8 ♀♀ pro Tag abgelegt wurden. Zwischen 30 V und 18 VI sind 6 Weibchen gestorben, während 2 Tiere keine Eier mehr ablegten, sodass vom 18 Juni ab nur noch 8 Tiere Eier abgelegt haben. Daher wurden in dieser Periode die zwei Gruppen zusammen genommen.

— Data an welchen den Tieren neue Früchte gegeben wurden.

— Data ab welchen den Tieren keine geschickten Früchte zur Verfügung standen.

— Eine Periode von zehn Tagen.

werden, während die Zahl, die noch nach 2 Monate produziert wird, vollständig zu vernachlässigen ist. Hierzu muss noch erwähnt werden, dass das Auf- und Abgehen der Linie in dieser graphischen Darstellung von der schnellen Nachreifung der abgepflückten Früchte verursacht wird, so dass eigentlich die Käfer nicht immer vollkommen geschickte Früchte zur Verfügung hatten. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass in der Natur die Ablegeperiode kürzer sein wird, als in obengenannten Versuchen, was auch daraus hervorgeht, dass man in Früchten aus derselben Ernte fast immer Larven, Puppen oder Käfer findet, die in ihrem Alter weniger als drei Wochen von einander abweichen.

Wahrscheinlich ist daher in der Natur die Dauer der Ablegeperiode etwas mehr als drei Wochen.

### *Einfluss des Alters des Käfers auf die Eiproduktion.*

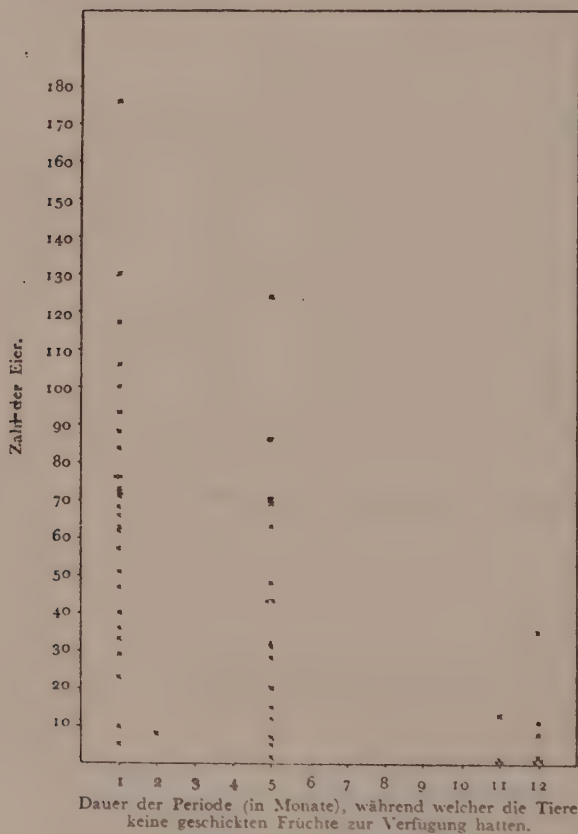
Die Mangaarten und Varietäten haben in Java eine sehr bestimmte Blütezeit. Ausserhalb dieser Zeit blühen in den meisten Gegenden Javas keine Mangabäume. Wenn daher die jungen Käfer ihre Früchte verlassen haben und imstande sind Eier ab zu legen, sind meistens keine geschickten Früchte da, so dass die Tiere kürzere oder längere Zeit mit der Eiablage warten müssen. Da es nun wertvoll ist zu wissen, ob es die Eierproduktion der einzelnen Tiere günstig beeinflusst, wenn sie sofort nach der Reifungsfrass imstande sind Eier ab zu legen, wurden einige Laboratoriumsbeobachtungen nach dieser Frage eingesetzt. Die grösste Schwierigkeit bei der Lösung dieser Frage war, dass es fast unmöglich war das ganze Jahr hindurch halb reife Früchte zu bekommen. In der Umgebung von Buitenzorg war es aber infolge des sehr feuchten Klimas fast immer möglich einige, obwohl wenige Früchte zu erhalten. Durch diese Umstände konnten die Versuche, sei es auch mit einer geringen Käferzahl angestellt werden.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind in der graphischen Darstellung II angegeben. In dieser graphischen Darstellung findet man die Zahl der von einem Weibchen abgelegten Eier, wenn die Tiere kürzere oder längere Zeit nach dem Beenden des Reifungsfrasses keine geschickten Früchte zur Verfügung gestellt wurden. Deutlich geht aus der graphischen Darstellung hervor, dass die Zahl der abgelegten Eier abnimmt, wenn die Zeit, während welcher die Käfer keine Früchte infizieren können zunimmt. Wahrscheinlich besteht eine feste Beziehung zwischen



diesen beiden Faktoren, leider genügt aber die Zahl der Beobachtungen nicht, diese Beziehung genau fest zu legen.

Welchen Faktoren diese geringere Produktivität der Weibchen zugeschrieben werden muss, konnte noch nicht genau festgestellt



Graphische Darstellung II.

werden. Im Laboratorium wurde beobachtet, dass die Tiere, auch wenn keine geschickte Früchte da waren, immer einige Eier ablegten. Die Zahl war aber so gering, dass nur hierdurch die Tatsache nicht erklärt werden kann. Vielleicht darf darin eine Anweisung gesehen werden, dass das Fettgewebe in welchem die Ovarien eingebettet sind, auch wenn keine Eier abgelegt werden, immer in Grösse abnimmt. Da, wie schon gezeigt wurde, dieses Fettgewebe Einfluss ausübt auf die Entwicklung

der Ovarien, ist es nicht unmöglich, dass eine grössere Fettmenge eine grössere Eierproduktion zur Folge hat.

*Einfluss des Alters des Käfers auf die Zahl der täglich abgelegten Eier.*

Nicht nur auf die gesammte Eierzahl, sondern auch auf die Zahl, die täglich abgelegt wird, übt das Alter des Käfers Einfluss aus. Aus Tabelle 1 geht hervor, dass diese Zahl ungefähr 8 ist, wenn die Käfer zwei Monate alt sind, haben sie aber ein Alter von 12 Monate erreicht, so legen sie täglich nur noch 3 Eier.

In den verschiedenen Versuchen legten die Käfer meistens mehrere Eier auf eine Frucht ab. Wahrscheinlich wird dies im Freien auch geschehen; es war wenigstens auffallend dass so oft viele Larven in einer Frucht vom gleichen Alter waren. Diese Eigenschaft bedingt wahrscheinlich, dass Käfer, die viele Eier pro Nacht ablegen, auch mehr Eier auf einer Frucht ablegen als Käfer, die nur wenig Eier legen, so dass eine Abnahme der Zahl der an einer Nacht abgelegten Eier Einfluss auf des Infektionsbild ausüben wird. Wenn in einem Baum ein bestimmter Prozentsatz der Früchte infiziert ist, so wird die Gesamtzahl der Eier grösser sein, wenn die Tiere täglich viele Eier abgelegt haben, als wenn sie nur einige Eier pro Tag produziert haben. Deshalb wird es möglich sein müssen aus der Zahl der Eier, welche durchschnittlich pro Frucht abgelegt sind und dem Prozentsatz der Früchte, die infiziert sind, abzulesen, ob die Käfer eine grosse oder eine geringe Menge Eier pro Nacht abgelegt haben, d.h. ob die Käfer jünger oder älter gewesen sind. Wenn deshalb die Früchte der Nachblüte eines Baumes infiziert sind, muss es möglich sein aus dem Infektionsbild ab zu lesen, ob diese Infektion verursacht ist von Käfern, die aus den Früchten der Vorblüte des selben Jahres geschlüpft sind, oder von Käfern, die sich in Früchten einer Blüte des vergangenen Jahres entwickelt haben.

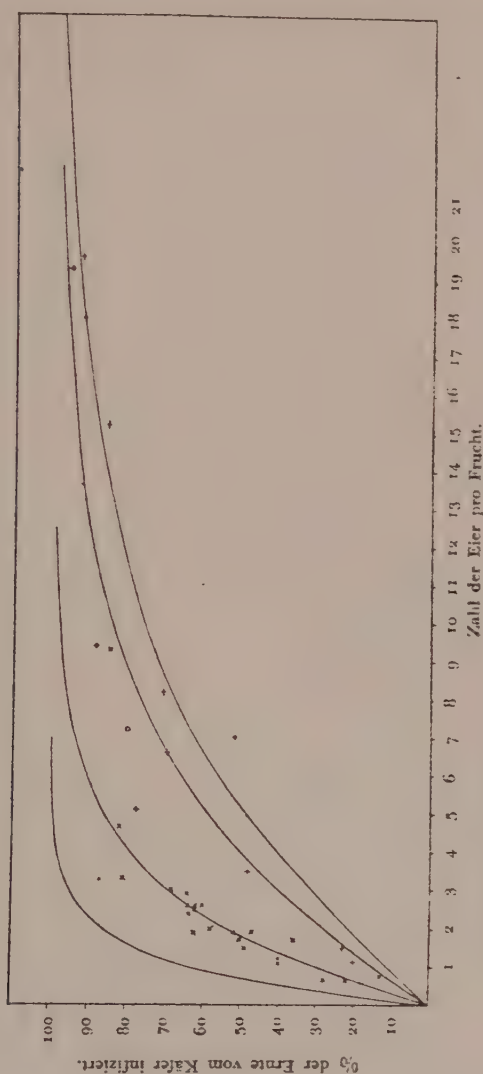
Um nachzuprüfen, ob obenerwähnte Voraussetzungen in der Natur stimmen, ist während der Jahre 1929, 1931 und 1932 das Infektionsbild an vielen Orten in der Umgebung von Buitenzorg und Batavia festgestellt worden. Da im Jahre 1929 an den verschiedenen Orten die Beobachtungen nur an wenigen Früchten gemacht wurden, sind alle Data dieses Jahres zusammen genommen. In den Jahren 1931 und 1932 wurden in vielen Dörfern 100 Früchte untersucht auf Prozentsatz der infizierten Früchten und Gesamtzahl der auf diesen Früchten abgelegten

TABELLE I.  
Zahl der in einer Nacht von einem ♀ abgelegten Eier.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
2 Monate M 18.09		10, 15	16, 4	14, 15	15, 7	15, 7	10, 8	7, 2	9, 9	6, 8	1, 2	3, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1
5 Monate M 3.17		6, 9	3, 9	15, 10	5, 10	3, 6	3, 6	2, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3	1, 3
12 Monate M 2.05		9, 6	3, 1	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2

Dauer der Periode, während welcher den Tieren nachdem sie geschlechts-  
reif geworden waren, keine geschlechte Frucht zu Vererbung standen.

Eier. Die Ergebnisse dieser Beobachtungen sind zusammengefasst in der graphischen Darstellung III. In dieser graphischen



Graphische Darstellung III. O Ernte 1929; x Ernte 1931; + Ernte 1932.  
Für jede Beobachtung wurden wenigstens 100 Früchte benutzt. Die Kurven geben die theoretische Infektion an, wenn die Tiere durchschnittlich 1, 2, 5 und 7 Eier in einer Nacht auf eine Frucht ablegen.

Darstellung sind Kurven eingezeichnet, die den theoretischen Prozentsatz der infizierten Früchte angeben, wenn die Käfer durchschnittlich 1 oder mehrere Eier pro Frucht ablegen. Alle

Beobachtungen wurden gemacht an der Nachblüte, die in normalen Jahren immer infiziert wird von den Käfern aus der Vorblüte. In 1931 aber ist fast überall die Vorblüte mislungen infolge des Regens, sodass damals die Früchte von den Käfern des vergangenen Jahres infiziert wurden. Aus der graphischen Darstellung geht der Unterschied des Infektionsbildes in den Jahren 1931 und 1932 oder 1929 deutlich hervor: in den letztgenannten Jahren war die Zahl der Eier bei gleichem Prozentsatz infizierter Früchte grösser als im Jahre 1931. Nur einmal wurde 1931 dasselbe Infektionsbild gefunden wie 1932 (85% – 9.3 Eier pro Frucht). Es konnte aber festgestellt werden, dass hier eine Vorblüte stattgefunden hatte und dass die Käfer der Vorblüte die Früchte der Nachblüte infiziert hatten.

Aus obenerwähnten Beobachtungen geht deutlich hervor, dass auch in der Natur die pro Frucht und daher auch die täglich abgelegte Zahl der Eier abnimmt beim Älterwerden der Käfers.

#### MORTALITÄT UND LEBENSDAUER.

##### *Einfluss des Klimas auf die Mortalität.*

Aus der Verbreitung des Käfers ist zu schliessen, dass die Luftfeuchtigkeit von grösserer Bedeutung sein wird als die Temperatur. Die Käfer sind ja in der warmen Ebene von Batavia bis ziemlich hoch im Gebirge häufig. Im trocknen Ost Java sind sie aber selten und in Cheribon und Semarang werden sie nur häufig während feuchter Jahre.

Da die Eier mit Gummi bedeckt sind und die Larven und die Puppen sich innerhalb der Frucht entwickeln, ist kein grosser Einfluss des Klimas auf die Mortalität dieser Stadien zu erwarten. Den grössten Einfluss wird das Klima ausüben auf die erwachsenen Käfer, die frei in den Bäumen leben.

Im Laboratorium waren die alten Käfer einer extremen Trockenheit ziemlich gut gewachsen; 15 Exemplare lebten 6 Wochen hintereinander in einer Kalkflasche. Die jungen, gerade aus der Frucht genommenen Exemplare starben aber innerhalb weniger Tage woraus hervorgeht, dass die ganz jungen Tiere weniger widerstandsfähig sind gegen eine extreme Trockenheit.

Um nach zu gehen, ob auch in der freien Natur die jungen Tiere weniger resistent gegen ein trocknes Klima sind als die älteren, wurden in Ost Java (Malang) während des trocknen Monsuns in einem aus Gaze hergestellten Käfig 34 sehr junge



Käfer der Aussenluft ausgesetzt, ebenso wie 10 schon 9 Monate alte Tiere. Nach 2 Wochen waren die jungen Tiere schon alle gestorben, während die alten Tiere noch sehr munter waren. Nach noch 2 Wochen starben 4 alte Käfer, so dass noch immer 6 am Leben waren.

Aus dieser Beobachtung geht hervor, dass eine trockne Umgebung für die jungen Tiere schädlich ist, nicht aber für die alten. Wahrscheinlich ist die Seltenheit der Käfer in Ost-Java diesem Umstand zuzuschreiben.

### *Einfluss anderer Umstände auf die Mortalität.*

Aus Tabelle 2 ist zu ersehen, dass die Mortalität unter den Eiern und Larven oft sehr hoch ist. Die in dieser Tabelle angegebene Mortalität der Eier wird zum Teil durch das Ablegen nicht entwicklungsfähiger Eier verursacht, was meistens statt findet, wenn ein Tier eine abnorm grosse Menge Eier in einer Nacht ablegt. Dass dies aber nicht die einzige Ursache ist, geht daraus hervor, dass die Mortalität der Eier, die auf verschiedene Mangavarietäten abgelegt sind, nicht gleich gross ist.

Aus der Tabelle geht hervor, dass die Mortalität der auf „Kebembem“ abgelegten Eier in der Umgebung von Batavia 32% ist, auf „Mangga“ 35% und auf „Batjan“ 41%. Hier muss deshalb die Frucht einen direkten Einfluss auf die Eier ausgeübt haben.

In Pasoeroean, wo infolge der anderen klimatologischen Umstände, die Früchte in vielen Hinsichten anders sind als in der Umgebung von Batavia – so ist der Gummifluss starker wenn die Früchte verwundet werden – war die Mortalität der auf „Kweni“ abgelegten Eier noch höher als in Buitenzorg: 50% der Eier schlüpfte nicht. Hierbei muss wohl betrachtet werden, dass die Zahl der beobachteten Eier gering war und dass die Früchte künstlich infiziert waren, da sonst in Pasoeroean keine infizierten Früchte vorkommen.

Ebenso wie bei den Eiern ist auch bei den Larven die Mortalität am geringsten in „Kebembem“, etwas grösser in „Mangga“ und am grössten in „Batjan“. Auch hier hat deshalb die Konstitution der Frucht Einfluss auf die Mortalität. Es war immer sehr auffallend, dass nur diejenigen Larven starben, die noch sehr jung waren und sich noch nicht tief in die Frucht eingebohrt hatten. Da die jungen Larven beim Anfressen der Gummigefässe getötet werden und diese Gefässe sich zum grössten Teil

TABELLE 2.

*Mortalität der Eier und Larven in verschiedenen Manga-Varietäten.*

Fundort	Zahl der Eier	Tot	Zahl der Larven	Tot
<i>Kebembem</i>				
<i>West-Java.</i>				
Ragoenan . . . .	890	290	600	182
Tjiloebang . . . .	239	76	163	68
Tjiteureup . . . .	256	85	171	62
Tjibatok . . . .	264	80	184	58
Selaäwi . . . .	191	64	127	45
	1840	595 (32%)	1245	415 (33%)
<i>batjan</i>				
Soekaradja . . . .	260	102	158	92
Tjiomas . . . .	59	30	29	22
Bantar Kemang . .	172	72	100	52
	491	204 (42%)	287	166 (58%)
<i>mangga (erste Ernte nach misslungener Vorblüte)</i>				
Tjiteureup . . . .	328	117	211	76
Tjidjoelang . . . .	195	67	128	53
Bantar Djati . . .	473	162	311	132
	996	346 (35%)	650	261 (38%)
<i>Kueni</i>				
<i>Ost-Java.</i>				
Paseroean . . . .	186	93 (50%)	93	38 (41%)

direkt unter der Schale befinden, ist es wahrscheinlich, dass die Mortalität dieser Ursache zuzuschreiben ist.

In Paseroean war auch die Mortalität der Larven ziemlich hoch, was wiederum der Konstitution der Früchte zu verdanken sein muss, da das Klima hier nicht leicht einen derartigen Einfluss auf die Larven ausüben kann.

#### *Lebensdauer des Käfers.*

Wenn sie sich nicht begatten oder keine Eier ablegen können, werden die meisten Käfer älter als ein Jahr; einige Tiere starben sogar in einem Alter von 21 Monaten.

Die meisten Käfer leben aber nicht lange mehr wenn sie ihre letzten Eier abgelegt haben. Im Laboratorium kriechen sie in solchen Fällen meistens noch einige Tage in ihrem Käfig umher und sterben. Zuweilen leben sie noch etwas länger was aus der graphischen Darstellung I hervorgeht. Da die Käfer ihre Eier in kurzer Zeit ablegen und bald darauf sterben, ist es selbstverständlich, dass die Lebensdauer der Käfer kurz ist, wenn ihnen fortwährend halb reife Früchte zur Verfügung stehen. Im Laboratorium waren Käfer, die aus den Früchten der Dezember-ernte geschlüpft waren und fortwährend in der Lage waren Eier auf halb reife Früchte abzulegen, niemals am Leben zu behalten bis zur Vorblüte des nächsten Jahres.

### DIE FÄHIGKEIT ZUR AKTIVEN VERBREITUNG.

Obwohl die Käfer sehr gut fliegen können, ist aus den Freilandbeobachtungen hervorgegangen, dass die Tiere sich nicht weit verbreiten von den Orten, an welchen sie ihre Früchte verlassen haben.

Als in 1931 die Vorblüte fast überall misslungen war und deshalb die Nachblüte von Käfern des vergangenen Jahres infiziert war, wurden in Tjileboet bei Buitenzorg einige Bäume gefunden, die von Käfern des selben Jahres infiziert worden waren. Die Bäume standen an einer Stelle, wo viele Früchte der übrigens misslungenen Vorblüte konsumiert waren, so dass von hier aus, und wahrscheinlich nur von hier aus, die Käfer der Vorblüte sich über die Umgebung verbreitet hatten. Die Bäume, die in einer Entfernung von ungefähr 100 m von dieser Stelle standen, waren schon nicht mehr von den Käfern der Vorblüte infiziert. Wenn die Käfer eine grosse Verbreitungsfähigkeit besessen hätten, so würden sie sich sicher über ganz Tjileboet verbreitet haben.

Im Reichsobstgarten bei Pasar Minggoe wurden die Mangasfrüchte in den Jahren 1929-'32 niemals infiziert, obwohl der Garten neben den Dörfern der Eingeborenen liegt und die Früchte in diesen Dörfern meistens schwer von den Käfern befallen sind.

In Buitenzorg wurden zwei Bäume gefunden, die in nur wenige Entfernung von den anderen Bäumen standen und in welchen fast niemals infizierte Mangas angetroffen wurden. Diese geringe Infektion war einer geringeren Vorliebe der Tiere

für diese Früchte nicht zu verdanken, da einige Male beobachtet worden war, dass auch diese Bäume schwer befallen worden waren.

Herr SCHOPHUIS, „Landbouwkonsulent“ von S. und O. Borneo meldet, dass dort die Bäume in den Dörfern schwer von den Käfern befallen sind, in den Wäldern wenig, und dass sogar einige Komplexe gefunden wurden, in welchen die Tiere ganz fehlten.

Aus diesen Tatsachen geht hervor, dass die Käfer ungern sich über eine grosse Strecke verbreiten, wobei bemerkt werden muss, dass die Tiere, wenn keine Mangabäume in der Umgebung da sind, wahrscheinlich im Stande sind, grosse Strecken zurückzulegen.

## OEKOLOGIE.

### *Lebensraum.*

Die Lebensweise von *C. gravis* ist in Britisch Indien von SEN studiert. Nach seinen Angaben werden die Eier auf die halb reifen Früchte abgelegt, bohren die Larven sich ins Fruchtfleisch ein wo sie sich auch verpuppen. Später verlassen die jungen Käfer die Frucht und verstecken sich in von Insekten gemachten Löcher im Stamm oder unter den Wurzeln der Epiphyten.

Durch die Beobachtungen von TAN, LEEFMANS, VORDEMAN und WESTENDORP war schon deutlich geworden, dass die Lebensweise der Tiere in Java nicht stark von der in Indien abweichen würde.

Die Larve bohrt sich sofort nach dem Schlüpfen in die Frucht ein ohne mit der Aussenluft in Berührung gewesen zu sein. Sie vermeidet soviel wie möglich die Gummigefässe, da das Anbohren eines solchen Gefässes für sie bedeutet, dass sie in dem Gummi ertrinken muss. Die Larve bohrt sich weiter bis an den Kern, der nicht angebissen wird. Hier macht sie später eine zentrale Höhle; von hieraus gehen verschiedene Gänge in die Umgebung. In der zentralen Höhle findet man immer eine grosse Menge Exkremente die von grosser Bedeutung für das Tier sind, da sie Gummi absorbieren können, das sonst für das Tier äusserst gefährlich ist.

Wenn man eine Frucht öffnet, ist es auffallend, dass die Gänge so trocken sind im Vergleich mit den Schnittflächen. Das ist eine Folge der Methode, in welcher die Larve ihre Gänge ver-

grössert. Da die Berührung ihres Leibes mit Gummi tödlich für sie ist, frisst sie nach jedem Biss so schnell wie möglich die ganze Menge des heraustretenden Saftes auf.

Wenn kein Saft mehr da ist, ruht sie ein wenig aus, bevor sie, mit einem zweiten Bisse, den Gang weiter vergrössert.

In der zentralen Höhle findet die Verpuppung statt. Auch die jungen Käfer bleiben hier, bis die Frucht reif ist. Nach der Reifung der Manga frisst der Käfer sich durch das Fruchtfleisch hinaus. Wo die Käfer verbleiben, wenn sie die Frucht verlassen haben, konnte nicht genau beobachtet werden. In der Umgebung von Pasar Minggu wurden einige Male Käfer in Spalten in der Rinde des Baumes gefunden. Ob sie auch andere Wohnorte haben, konnte nicht weiter festgestellt werden.

### *Nahrung des Käfers.*

Wie schon bemerkt wurde, ist es äusserst schwierig die Käfer im Freien zu beobachten; daher war es nicht möglich aus Beobachtungen im Freien die Vorliebe der Tiere für eine bestimmte Nahrung fest zu stellen.

Im Laboratorium konnten die Tiere im Leben erhalten werden, wenn sie als Nahrung bekamen: Mangafrüchte, Blätter, Zweige und Blumenknospen. Einige Tiere frassen sogar ein Citruszweig. Die Tiere zeigten eine bestimmte Vorliebe für geöffnete Früchte; wenn diese nicht da waren, bevorzugten sie Blumenknospen, darauf Zweige und endlich Blätter.

Diese Vorliebe wurde bestimmt an 16 Männchen und 20 Weibchen. Sie wurden in ein Gefäss gebracht in welches zwei Glasrohre mündeten. In diese beiden Glasrohren wurde das Futter gebracht. Das Resultat dieser Beobachtung ist in Tabelle 3 zu lesen. Jede Beobachtung wurde zweifach wiederholt.

Die Käfer fressen hauptsächlich das, aus der von ihnen gemachten Wunde heraustretende Gummi. Dieses Gummi befindet sich in grosser Menge in der jungen Frucht gerade unter der Schale, etwas weniger in den Blumenknospen, noch weniger in den Zweigen und nur sehr wenig in den Blättern, sodass die grössere oder geringere Vorliebe für ein bestimmtes Pflanzenteil auffallend gut stimmt mit seinem grösseren oder geringeren Gummireichtum.

Im Laboratorium fressen die Käfer zunächst an denjenigen Stellen, wo die Pflanzenteile verwundet sind (Schnittflächen und deshalb Gummi herausgetreten ist.



TABELLE 3.

Glasrohre I		Gefäss		Glasrohre II	
Nahrung	Zahl der Tiere ♀♀      ♂♂	Zahl der Tiere ♀♀      ♂♂	Zahl der Tiere ♀♀      ♂♂	Nahrung	Zahl der Tiere ♀♀      ♂♂
1 Frucht	16 und 17	3	0	2 Zweige	15 und 12
2 Zweigé	2	1 und 3	1	Frucht	
3 Frucht	15 und 18	1 und 1	1	4 Blatt	
4 Blatt	0	2 und 3	14 und 17	Frucht	
5 Zweige	10 und 11	2 und 2	4 und 7	6 Blatt	
6 Blatt	3 und 2	5 und 9	8 und 9	Zweige	
7 Blatt	9 und 8	7 und 12	0	8 Holz	
8 Holz	0	4 und 9	12 und 11	Blatt	
9 Nichts	0	16 und 19	1	Nichts	

Aus obenerwähnten Beobachtungen darf abgeleitet werden, dass die Käfer sich von Gummi nähren und dass sie diejenigen Stellen des Baumes bevorzugen, die am meisten Gummi erhalten.

#### OVIPOSITIONSVORZUG.

##### *Vorliebe für eine bestimmte Reife der Frucht.*

Aus Beobachtungen an ungefähr 13000 Früchten aus der Umgebung von Buitenzorg und Batavia ging hervor, dass die Früchte erst infiziert wurden, wenn sie 6 cm oder grösser waren. Auch im Laboratorium wurden kleinere Früchte niemals infiziert. Während aber im Laboratorium auch auf nahezu reife Früchte Eier abgesetzt wurden, werden im Freiland die Früchte nur drei Wochen hintereinander infiziert. Wahrscheinlich aber ist diese kurze Periode nicht so sehr dem Ungeeignetsein der älteren Früchte zu verdanken, sondern der kurzen Periode, während welcher die Tiere Eier ablegen können und ihrer geringen Verbreitungsfähigkeit, wodurch bedingt wird, dass die Früchte hauptsächlich von Käfern infiziert werden, die ihr ganzes Käferstadium im selben Baum verbringen.

Der Augenblick, in welchem die Früchte infiziert werden können, wird nicht nur von ihrem Grösse, sondern auch von anderen Faktoren bestimmt, wenigstens in einer Beobachtung

an 10 „Kebembem“ Bäume aus der Umgebung von Pasar Minggoe. Diese 10 Bäume wurden unterverteilt in 2 Gruppen, jede von 5 Bäumen. Von diesen Bäumen wurde regelmässig kontrolliert wieviel Früchte abgefallen waren. In dieser Weise konnte, da der Abfall in Folge einer Infektion sehr gering war, der natürliche Fruchtabfall bestimmt werden.

Die ersten Beobachtungen wurden gemacht, als die Früchte eine Grösse von etwas mehr als 1 cm erreicht hatten. Der Erfolg dieser Beobachtung ist in der graphischen Darstellung IV angegeben. Deutlich geht hieraus hervor, dass anfangs ein grosser Prozentsatz der Früchte abfällt. In der fünften Woche fallen plötzlich sehr wenig

Früchte ab, nur 11% bis 14% der Früchte, die sich am Anfang der Woche an den Bäumen befanden, während diese Zahlen in der vierten Woche noch 24% bis 38% waren.

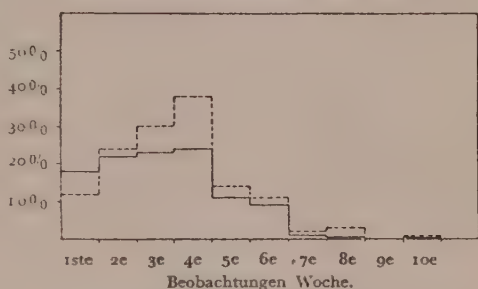
Später fallen immer nur wenige Früchte ab. Dieser Augenblick, in welchem der natür-

liche Fruchtabfall so stark abnimmt, ist das Moment, in welchem die Früchte von den Käfern infiziert werden können.

Diese Umstände sind selbstverständlich sehr vorteilhaft für die Tiere, da jetzt die Eier abgelegt werden auf Früchte von welchen nur eine sehr geringe Zahl im Folge des natürlichen Fruchtabfalls abfällt.

Die letzten Eier wurden bei diesen Bäumen in der neunten Woche abgelegt, so dass die ganze Infektionsperiode der Früchte einen Monat gedauert hat.

Dass die Käfer nur Eier ablegen auf Früchte einer bestimmten Reife, ist deutlich zu bemerken, wenn man im Laboratorium den Tieren nur Früchte zur Verfügung stellt, die zu jung sind um infiziert zu werden. Derartige Früchte reifen immer bald nach. In den ersten Tagen werden keine Eier auf sie abgelegt, dann aber werden sie genau so infiziert, wie die etwas älteren Früchte, die aber nicht nach zu reifen brauchen. In der graphischen Darstellung I ist dies genau zu beobachten. Jedes Mal



Graphische Darstellung IV. Zahl der in einer Woche abgefallenen Früchte in % der Zahl, die im Anfang der betr. Woche da war.

wenn die Tiere eine neue Frucht zur Verfügung hatten, war die Zahl der Eier anfangs sehr gross; imfolge des Nachreifens nahm sie aber schnell ab. Am 23sten April und am 6sten Mai aber wurden zu junge Früchte gebraucht, wodurch die Eier nicht sofort in grosser Zahl abgelegt wurden. Diese Früchte waren nur sehr wenig zu jung, sodass eine geringe Nachreifung schon genügte die Früchte für die Eiablage geschickt zu machen.

*Vorliebe für bestimmte Mangasorten und Varietäten.*

Aus den Angaben, welche aus vielen Teilen Niederl. Indiens bekommen wurden, ging deutlich hervor, dass die Käfer eine sehr bestimmte Vorliebe für bestimmte Mangasorten und Varietäten, nämlich „Manggawangi“, „Kebembem“ und „Kweni“ zeigten. So haben genaue Zählungen, vom Herrn MAGIELSE in Pasar Minggoe angestellt, das folgende Resultat:

	Untersucht	Infiziert	%
Manggawangi . .	609	418	66
Kweni . . . . .	750	443	60
Kebembem . . .	808	683	82
Batjan . . . . .	?	?	30

Diese Beobachtungen sind an reifen Früchten gemacht. Nicht die Eier, sondern die fast erwachsenen Larven, die Puppen und die Käfer wurden für die Beurteilung der Infektion in Betracht gezogen.

Da aber immer ein grosser Teil der Eier und sehr jungen Larven stirbt, war die wirkliche Infektion grösser, als die oben genannten Zahlen angeben.

In 1931 wurden in der Umgebung von Buitenzorg Beobachtungen an reifen Früchten angestellt. Diesmal wurde aber nicht beobachtet, ob Larven, Puppen oder Käfer in den Früchten an zu treffen waren, sondern ob Eier auf die Früchte abgelegt waren. Der Erfolg war folgender:

	Untersucht	% mit Eier
Batjan . . . . .	300	37
Mangga . . . . .	519	59
Kebembem . . .	1009	52

Auch bei diesen Beobachtungen waren Mangga wangi und Kebembem stärker infiziert als Batjan. Im allgemeinen darf ge-

sagt werden, dass Kebembem, Kweni und Mangga wangi un-  
gefähr ebenso stark, Batjan viel weniger infiziert wird.

In der Umgebung von Buitenzorg wurden einige superieure Mangasorten nicht infiziert. Ob das einer geringen Vorliebe der Käfer für diese Varietäten zu verdanken ist, konnte nicht festgestellt werden, da diese superieuren Mangaarten immer in den Gärten der Europäer zu finden und deshalb mehr oder weniger von den anderen Bäumen isoliert sind. Es wurde schon bemerkt, dass isolierte Bäume immer weniger infiziert werden als nicht isolierte.

Wenn man die Vorliebe der Käfer für bestimmte Mangasorten vergleicht mit der Mortalität der Eier und Larven, so geht daraus hervor, dass *die Tiere die grösste Zahl der Eier auf diejenige Früchte ablegen, in denen die Mortalität am geringsten ist.*

*Vorliebe für bestimmte Früchte an den selben Baum.*

In der graphischen Darstellung III sind einige Linien gezeichnet, die angeben, welcher Prozentsatz der Früchte theoretisch infiziert werden muss, wenn eine bestimmte Eizahl auf sie abgelegt ist und die Käfer keine Vorliebe für bestimmte Früchte an den selben Baum zeigen. Die verschiedenen Linien geben die Infektion an wenn die Käfer im Durchschnitt 1, 2 u.s.w. Eier in der gleichen Zeit auf eine Frucht ablegen. Wenn nun eine gewisse Vorliebe da ist, so werden die experimentell gefundenen Linien nach unten abbiegen müssen.

Aus der graphischen Darstellung geht hervor, dass die beobachteten Zahlen nicht von diesen theoretischen Werten abweichen. Hieraus darf abgeleitet werden, dass die Tiere keine Vorliebe für bestimmte Früchte am selben Baum zeigen.

FEINDE DES KÄFERS.

Vor einigen Jahren wurden plötzlich die Larven des Mangakäfers in der Umgebung von Maymyo, Burma, stark parasitiert von einer gelben Ichneumonide (s. FLETCHER). Herr FLETCHER teilte mir mit, dass diese Parasieten Später nicht mehr gefunden wurden. Welchen Umständen dieses plötzliche Auftreten zu verdanken war, wird vorläufig wohl nicht erklärt werden können.

In Java ist von mir ebenfalls eine gelbe Ichneumonide als Parasit des Mangakäfers gefunden und von BETREM beschrieben

als *Flavopimpla mangae*. Bisher wurden nur zwei Exemplare gefunden, beide in der Umgebung von Buitenzorg: In October 1929 ein Männchen und in October 1930 ein Weibchen. Diese Parasieten wurden beim Öffnen der Früchte in der zentralen Höhle der Larve gefunden nächst den Überresten der angefressenen Larve. Es ist klar, dass ein Parasit, der so selten ist, als Beschränkungsfaktor für die Verbreitung des Mangakäfers bedeutungslos ist.

Ausser diesem Parasit ist als Feind des Mangakäfers die Weberameise, *Oecophylla smaragdina* F. bekannt. Diese Ameise ist eine Baumameise und ein tüchtiger Räuber, weshalb sie in vielen Gegenden, z.B. in der Umgebung von Batavia (Tjilintjing) benützt wird um Schädlinge aus den Obstbäumen zu vertreiben. (s. auch FRIEDERICHs).

In Tjilintjing werden von den Chinesen diese Ameisen hauptsächlich in den Mangabäumen gezüchtet um es den Mangakäfern unmöglich zu machen, ihre Eier auf den Früchten abzulegen. Bei einer Untersuchung stellte sich heraus, dass wirklich in der Umgebung dieses Dorfes nur Eier zu finden waren in Bäumen, die nicht von Weberameisen bevölkert waren.

Die Weberameisen suchen immer den ganzen Baum, auf welchem sie leben, ab und töten alle Insekten, welchen sie begegnen. Wenn sie einem Mangakäfer begegnen, so greifen sie ihn an und versuchen ihn zu töten, was aber meistens misslingt, infolge der Hartheit des Tieres. Da die Tiere sich in solchen Fällen totstellen, fallen sie beim Angriff meistens aus dem Baum. In dieser Weise werden die Baume ungeeignet um als Wohnort für die Käfer zu dienen, und, da die Käfer ihre Eier ablegen in demselben Baum, in welchem sie auch leben, werden die Früchte eines solchen Baumes nicht oder fast nicht infiziert.

## EPIDEMIOLOGIE

### *Zusammenfassung der Resultate der ersten Kapitel.*

Die nicht erwachsenen Stadien von *C. gravis* entwickeln sich vollständig innerhalb der Frucht, die erst vom Käfer verlassen wird, wenn sie reif ist.

Die Entwicklungsdauer von Eiablage bis zum Ende des Reifungsfrasses beträgt etwas mehr als 2 Monate.

Die Haupt und Nachblüte werden hauptsächlich infiziert von Käfern, die sich entwickelt haben in den Früchten der Vorblüte,



die Vorblüte von Käfern aus der Haupt- und Nachblüte des vergangenen Jahres.

Je nachdem die Käfer älter sind im Augenblick, in welchem sie anfangen Eier abzulegen, ist die tägliche, sowie die totale Eiproduktion geringer.

Die Eier werden auf die halb reifen Früchte abgelegt, wenn der grösste natürliche Fruchtabfall beendet ist.

Die Infektion verursacht keinen Fruchtabfall, die infizierten Früchte fallen sogar weniger ab als die nicht infizierten.

„Kebembem“ und „Kweni“ werden am stärksten infiziert, „Batjan“ am geringsten. Die Mortalität der Eier und Larven ist in Batjan am grössten, in Kebembem und Kweni am geringsten.

Die Mortalität der Eier und Larven wird hauptsächlich durch die Einwirkung des Gummis verursacht.

Die jungen gerade aus der Frucht geschlüpften Käfer können eine intense Trockenheit nicht ertragen. Aus dieser Eigentümlichkeit kann wahrscheinlich das Fehlen des Tieres im Trocknen Ost Java erklärt werden.

Die aktive Verbreitung der Käfer geschieht nur sehr langsam.

Von den Feinden sind nur die Weberameisen von Interesse.

*Umstände, unter welchen in der Natur eine Massenvermehrung des Käfers erwartet werden muss.*

Obwohl die Temperatur Einfluss auf die Entwicklungsdauer ausübt, ist es nicht wahrscheinlich, dass dieser Einfluss von wirklicher Bedeutung ist, da ja die Käfer die Früchte erst verlassen, wenn sie reif sind. Eine kürzere Entwicklungsdauer wird deshalb nur einen längeren Aufenthalt in der Frucht verursachen. Vielleicht haben sehr kalte Temperature einen grösseren Einfluss, auch dies ist aber nicht wichtig, da bei solchen Temperaturen die Manga sich nicht mehr entwickeln kann.

Da die jungen Tiere gegen eine grosse Trockenheit nicht widerstandsfähig sind, ist eine Massenvermehrung in Gegenden, in welchen das Klima während der Zeit, in welcher die Früchte reif werden, sehr trocken ist, ausgeschlossen. So ist eine Massenvermehrung in Ost Java nicht möglich, in Mitten-Java nur während sehr feuchter Jahre.

Die Mortalität ist in Batjan-Früchte sehr gross, deshalb wird eine massale Vermehrung in grossen Komplexen derartiger Bäume ausgeschlossen sein; sie wird nur zu erwarten sein in

Gegenden mit grossen Mengen Manga-, Kweni- oder Kebembem-Bäumen.

Da die Eiproduktion der Käfer herabsinkt, wenn die Tiere längere Zeit hindurch nicht imstande gewesen sind, Eier zu legen, wird das Abnehmen der Zahl der Blüteperioden die Vermehrung hemmen. Dass dies nicht nur theoretisch, sondern auch in Wirklichkeit der Fall ist, ging aus der geringeren Infektion in der Umgebung von Batavia hervor, als in 1931 nur eine Blütezeit der Manga stattfand (40% und in 1929 80%).

Hierzu muss aber bemerkt werden, dass unter derartigen Umständen eine natürliche Auslese der Käfer stattfindet. Die schwachen Tiere, die nur wenige Eier ablegen, sterben während der langen Periode, in welcher keine Früchte da sind und nur die kräftigen Tiere sind imstande die Früchte der nächsten Blüte zu infizieren. Die Eiproduktion der nächsten Generation ist daher auch grösser als normal. Man vergleiche dazu die graphischen Darstellungen II und V.

Es wurde schon bemerkt, dass die Käfer sich nicht über einen grossen Abstand verbreiten. Darum ist ein massales Auftreten in der Natur nur dann zu erwarten, wenn die Bäume nicht zu weit von einander stehen und in möglichst grosser Zahl da sind.

Aus diesen Angaben muss geschlossen werden, dass in der Natur nur eine massale Vermehrung der Tiere stattfinden kann, wenn in einem Gebiet mit einem feuchten Klima grosse Komplexe Manga, Kebembem oder Kweni zu finden sind, die möglichst jedes Jahr einige Male blühen.

### *Einfluss des Menschen.*

Auch diejenigen Mangasorten, welche der Mangakäfer bevorzugt, werden, obwohl sie zu den minderwertigen Arten gerechnet werden müssen, von den Eingeborenen gern gegessen. Die Früchte werden zum Teil an Ort und Stelle gegessen, zum Teil aber verkauft und dann über grössere Entfernungen verschleppt.

Dass durch die Art des Verbrauchs die Verbreitung der Käfer stark beeinflusst wird, ist, da den Früchten auswendig eine Infektion nicht anzusehen ist und der Käfer die Frucht erst verlässt, wenn sie reif ist, ohne weiteres klar. Es ist daher von grösstem Interesse genau nachzugehen, was geschieht, wenn die Früchte geerntet sind.

Ein Teil der Früchte wird sehr jung gepflückt, wenn nur

noch wenig Eier darauf zu finden sind. Von diesen Früchten wird „Roedjak“ gemacht, eine Speise die von den Eingeborenen sehr gern gegessen wird.

Die meisten Früchte werden geerntet, wenn sie fast reif sind; nach einer kurzen Nachreifung werden sie gegessen. Ein Teil der Eier hat sich in diesem Augenblick noch nicht bis zum Käfer entwickelt; diese Tiere gehen alle zu Grunde. In der Umgebung von Buitenzorg werden auf dieser Weise etwa mehr als 20% der Tiere vernichtet, ein sicherlich nicht geringer Prozentsatz! Dieser Prozentsatz wurde aus den Resultaten der Untersuchung mehrerer Tausenden von Früchte bestimmt, die in Buitenzorg, und Pasar Minggoe auf dem Markt gekauft wurden.

Da die Bevölkerung sehr gern Mangas isst, werden die Früchte ziemlich regelmässig über das Land verbreitet. Natürlich werden an bestimmten Stellen mehr, an anderen Stellen weniger Früchte gegessen als im Durchschnitt und auch ist beobachtet worden, dass, als sehr wenig Früchte da waren, diese fast alle an einer Stelle gegessen wurden, z.B. bei einem Fest.

Wenn infizierte Früchte gegessen werden, wird der Käfer nicht getötet, sondern weggeworfen. Man isst das Fleisch um die Bohrgänge weg und da man nicht versucht, diese Gänge zu öffnen, können die Käfer sie ruhig verlassen und von dieser Stelle aus einen Baum aufsuchen, in welchem sie später ihre Eier ablegen können.

Durch diese Verbrauchsart wird die geringe Verbreitungsfähigkeit der Käfer aufgehoben. Mit Hilfe der Menschen ist sogar die Verbreitungsfähigkeit dieser Insekten sehr gross: jede Stelle, an welcher Früchte verzehrt werden, ist als Ausgangspunkt für die Infektion zu betrachten.

Auch in folgender Hinsicht ist die Verbrauchsart wichtig für die Entwicklung der Käfer: wenn in einem Dorf A, die Vorblüte misslingt, so besteht die Möglichkeit, dass dort nur eine Blüte stattfinden wird. Wenn keine Menschen da waren, würde die Hauptblüte jetzt infiziert werden von den Käfern des vergangenen Jahres, sodass die Infektion wesentlich geringer wäre, als normal. Das Misslingen der Vorblüte hat aber zur Folge, dass die Bevölkerung Vorblütefrüchte aus anderen Dörfern kauft, sodass die Vorblütেকäfer ebenfalls die Nachblüte infizieren können.

Der Einfluss des Menschen auf das Auftreten der Käfer kann daher folgenderweise zusammengefasst werden:

1. Ungefähr 20% der Tiere werden beim Aufessen der Früchte vernichtet.

2. Das Verbreitungsvermögen der Tiere wird stark vergrößert.

*Das natürliche Gleichgewicht der Mangakäferbevölkerung in der Umgebung von Batavia.*

Das gesamte Problem des Gleichgewichtes liegt ausserhalb der Absicht dieser Veröffentlichung. Beschrieben werden an dieser Stelle nur die Änderungen, welche unter Einfluss abnormer Umstände im Mangakäferbestand in der Umgebung von Batavia stattgefunden haben.

Im Jahre 1925 war es in dieser Gegend abnorm trocken und infolgedessen waren im nächsten Jahr die Käfer fast verschwunden. Im Jahre 1928 war wiederum ungefähr 80% der Frucht infiziert, aus welcher Beobachtung hervor geht, dass innerhalb einer sehr kurzen Zeitraum die Käfer sich völlig erholt hatten.

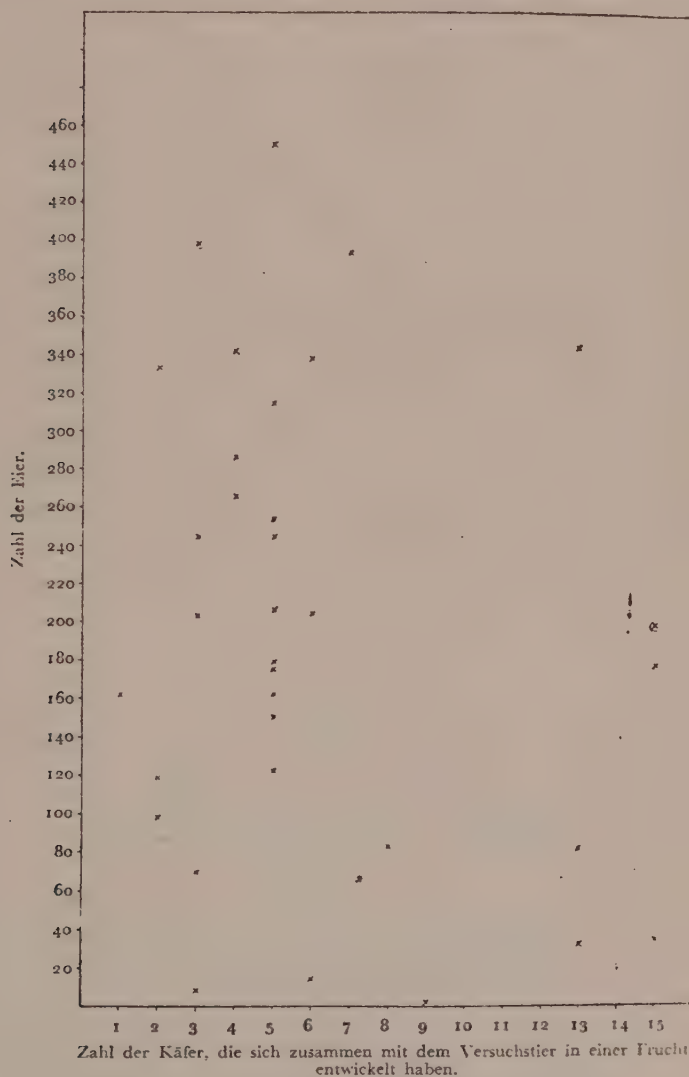
1931 blühten die Bäume, wie schon erwähnt wurde, nur einmal. Dies hatte zur Folge, dass die Früchte nur mit  $\frac{1}{4}$  der normalen Eizahl belegt wurden und dadurch auch ein geringer Prozentsatz der Ernte infiziert war. Bemerkenswert war, dass im nächsten Jahr, 1932, die Nachblüte an vielen Stellen stärker infiziert war als diejenige von 1928 und 1929. (S. gr. Darst. III). Hieraus geht hervor, dass der Mangakäferbestand sich nicht nur wiederherstellt hatte, sondern noch bedeutend stärker geworden war. Dieses Wiederherstellen des natürlichen Gleichgewichtes ist also sehr schnell geschehen, was nicht aus abnorm günstigen klimatischen Verhältnissen erklärt werden kann.

Eine Aufklärung konnte mittels eine Serie Laboratoriumbeobachtungen gegeben werden. Während ja, wie aus der graphischen Darstellung II hervorgeht, im Jahre 1930 die Tiere im Durchschnitt ungefähr 75 Eier legten, war diese Zahl in 1932 mehr als 150, wenn den Tieren im Augenblick, in welchen sie aus den Früchten genommen wurden, sofort geschickte Früchte zur Verfügung gestellt wurden. Es ist selbstverständlich, dass das Gleichgewicht sehr schnell zurückkehren wird, wenn die Vitalität der Käfer sich so erhöht.

Die grössere Vitalität der Tiere könnte verursacht sein durch eine Auslese durch Absterben der schwächeren Tiere während der längeren Periode, in welcher keine Eier abgelegt werden konnten; auch war nicht ausgeschlossen, dass die Entwicklung einer geringeren Käferzahl pro Frucht stärkere Käfer ausbilden

würde. In diesem Fall würde jede geringere Infektion eine Erhöhung der Vitalität zur Folge haben.

Aus Laboratoriumbeobachtungen ging als wahrscheinlich hervor, dass die erhöhte Vitalität durch Auslese entstanden ist. Bei diesen Beobachtungen wurde nämlich die totale Eierpro-



Graphische Darstellung V.



duktion von 38 Weibchen bestimmt. Leider konnte nicht mit grösseren Zahlen gearbeitet werden, da ausserhalb der Perioden, in welchen fast alle Bäume halb reife Früchte hatten, nicht genügend geschickte Früchte zu bekommen waren.

Von diesen 38 Weibchen wurde notiert, mit wievielen sie sich in einer Frucht entwickelt hatten. Wenn also die Entwicklung einer grossen Käferzahl in einer Frucht das Entstehen schwächerer Tiere bedingt, so müsste auch bei dieser geringen Käferzahl ein Unterschied zu bemerken sein zwischen den verschiedenen Tieren. In der graphischen Darstellung V sind die Resultate dieser Beobachtungen angegeben. Deutlich geht daraus hervor, dass ein wirklicher Unterschied nicht besteht.

Wenn also die Selektion die erhöhte Vitalität verursacht hat, werden wahrscheinlich, wenn mehrere Jahre hindurch die Bäume wieder zweimal blühen, aufs Neuen minderwertige Elemente in der Population entstehen, sodass die durchschnittliche Eierproduktion wieder sinken wird.

Wenn diese Auffassung richtig ist, wird daher kurz nachdem eine der zwei Blüteperioden misslungen ist, die Infektion infolge der erhöhten Vitalität der Käfer stark zunehmen und höher sein als in normalen Jahren. Leider war ich nicht in der Lage zu kontrollieren ob dies in den Jahren 1932 und 1933 wirklich der Fall war. Wahrscheinlich ist es aber geschehen, da mir berichtet wurde, dass an vielen Orten die Bevölkerung die meisten Bäume umgehauen hat, da die ganze Ernte doch von den Käfern vernichtet wurde.

Zum Schluss muss noch gesagt werden, dass ich mir sehr gut bewusst bin, dass die Laboratoriumbeobachtungen an sich nicht zureichend gewesen sind, um richtig begründete Schlussfolgerungen zu ziehen. Dass es doch getan wurde, ist dem Umstand zu verdanken, dass die Freilandbeobachtungen meistens so gut mit den Laboratoriumbeobachtungen stimmten.

#### BEKÄMPFUNG.

Da bis jetzt Bekämpfungsmassnahmen nicht ergriffen sind, können hier nur Vorschläge gemacht und die in anderen Literaturangaben empfohlenen Massnahmen besprochen werden.

WESTENDORP meint, dass die Käfer am einfachsten vernichtet werden können, wenn alle Konsumenten die Käfer beim Öffnen der Früchte sofort töten. Da aber Konsumenten und Produzenten

fast niemals dieselben Personen sind, wird diese Massnahme, obwohl sie, wenn sie durchgeführt würde, die Tiere völlig ausrotten würde, niemals mit Erfolg angewandt werden können.

WESTENDORP und SEN wollen die Bäume abbürsten und den Boden umarbeiten. Das Abbürsten der Bäume wird, da die Bäume meistens sehr gross sind, schwierig sein und ausserdem können die Käfer wegfliegen. Das ist vielleicht zu verhindern, wenn man, wie DAMMERMAN angibt, die Bäume mit Petrol-Emulsion abbürstet. Das Umarbeiten des Bodens dient wahrscheinlich dazu, die Tiere, die beim Abbürsten hinuntergestürzt sind oder die sich unter Steinen u.s.w. versteckt haben, zu begraben. Der Erfolg dieser Massnahme wird aber sehr gering sein, da die Käfer sich durch eine 30 cm dicke Erdschicht hindurchgraben können.

SEN und HECTOR wollen die infizierten Früchte vernichten, wenn sie noch nicht reif sind. Da aber die Infektion sehr schwer zu erkennen ist, wird in der Praxis diese Massnahme nur dann gelingen, wenn die ganze Ernte vernichtet wird.

Eine von VORDEMAN, TAN und auch von FRIEDERICHs beschriebene Methode ist wirklich als effektiv zu betrachten, nämlich die Früchte von Weberameisen schützen zu lassen. Ein Nachteil dieser Methode ist der, dass man die Früchte nicht pflücken kann wenn die Ameisen nicht aus den Bäumen verschwunden sind. Es gibt aber eine ganz einfache Methode die Bäume von Ameisen frei zu machen, ohne die Ameisennester zu vernichten. Wenn man nämlich den Kadaver eines Huhns oder eines anderen Tieres in den Baum bringt, so werden die Ameisen nur von ihren Blattnestern zum Kadaver und zurück gehen, sodass die Früchte ohne Gefahr für die Pflücker geerntet werden können. Diese Methode wird in der Umgebung von Batavia, in Tjilintjing mit gutem Erfolg angewandt.

Nach den Ergebnissen meiner Untersuchung könnte vorgeschlagen werden, die Bekämpfung in einer Vergiftung der Käfer oder in einer Isolierung der Bäume zu suchen.

Das Vergiften der Käfer ist in den Dörfern zu gefährlich. Im Laboratorium konnten die Tiere vergiftet werden mittels einer Bestäubung mit Bleiarsenat, das an dem, an verschiedenen Stellen aus den Bäumen tretenden und von den Käfern stark bevorzugten Gummi, kleben bleibt.

Beim Isolieren des Baums muss bemerkt werden, dass die Käfer sich nicht weit von der Stelle, an welcher die Früchte

geessen werden, verbreiten. Es muss daher verboten werden die Früchte in der nächsten Umgebung der Bäume zu essen. Wenn diese Massnahme aber überall durchgeführt wird, entsteht die Gefahr, dass die Käfer die in der Umgebung der Stelle, an welcher sie aus den Früchten gekommen sind, keine Bäume antreffen weiter fliegen als normal, sodass in jenen Fall auch eine grosse Isolation nicht genügen wird.

Doch ist es für den Besitzer der Obstgärten wertvoll zu wissen, dass sie unter den hiesigen Umständen die Infektion verringern können, wenn sie nur das Essen von Mangafrüchten in dem Garten selbst verbieten.

#### LITERATUR.

- BETREM, J. G., (1932-1934). Eine neue aus Manga-Früchten gezüchtete Pimpline. (Fam. Ichneumonidae) *Treubia* XIV.
- CORBETT, G. A. und GATER, B. A. R., (1926). A preliminary list of food plants of some Malayan insects. Bull. 38 Dept. Agr. Fed. Mal. St. and Straits Settl.
- DAMMERMAN, K. W., (1929). The agricultural Zoology of the Malay Archipelago.
- FLETCHER, T. B., 1917. Report of the Proceedings of the second Entomological Meeting, held at Pusa.
- FRIEDERICH, K., Weberameisen und Pflanzenschutz. *Tropenpflanzen* XXIII 192.
- HECTOR, G. P., 1924. Rep. of the economic Botanist to the Government of Bengal for the years 1919-1923. Rept. Dept. Agr. Bengal.
- LEEFMANS, S., 1927-28. Eenige voorloopige aantekeningen over het Javaansche Manggakevertje. *Landbouw* III.
- MAXWELL LEEFROY, H. und HOWLETT, F. M., 1909. Indian Insect Live.
- MARSHALL, G. A. K., (1926). On a new species of Curculionidae from Java and Sumatra. *Treubia* VIII.
- MISRA, C. S., 1920. Index to Indian fruit pests. Rept. Proc. Third Ent. Meeting Pusa. Vol. II.
- OCHSE, J. J., 1931. Vruchten en vruchtenteelt in Nederlandsch-Indië, Batavia.
- RUTHERFORD, A., (1914). The mangoweevil. *The tropical Agriculturist* XLII.
- SEN, P. C., 1923. The Mango weevil. *Bengal Agric. Jl.* III.
- SUBRAMANYAM, C. K., 1926. A note of the live history of *Cryptorrhynchus mangiferae* Fab, *Madras Agric. Dept. Yearbook* 1925.
- TAN ENG TJOEN, 1896. Mangga's onder bescherming van mieren. *Teysmannia* VII.
- VORDEMAN, A. C., 1895. Mangga's kunstmatig onder bescherming van mieren. *Teysmannia* VI.
- WESTENDORP, F. W. H., 1903. De strijd tegen het manggakevertje. *Teysmannia* XIX.

# BILDUNG UND ZERSTÖRUNG VON HANDLUNGS- RHYTHMEN BEI EINEM SCHWEINSAFFEN

VON

J. A. BIERENS DE HAAN und DINA KOOYMAN.

AUS DEM TIERPSYCHOLOGISCHEN LABORATORIUM DER KON. ZOÖL. GES. „NATURA  
ARTIS MAGISTRA“ ZU AMSTERDAM.

## I.

Vor einiger Zeit hat BIERENS DE HAAN (1935) die weitgehenden Schlüsse kritisiert, zu welchen GALLIS (1932) gekommen war, als er in ziemlich primitiven Versuchen den Beweis dafür gefunden zu haben meinte, dass niedere Affen (in casu zwei *Macacus sinicus*) fähig seien, einfache Zahlbegriffe zu bilden, und sogar mittels dieser Additionen auszuführen, und so z.B. verstehen, dass  $1 + 1 = 2$ , und dass  $1 + 1 + 1 = 1 + 2 = 2 + 1 = 3$  ist. BIERENS DE HAAN konnte dabei zeigen, dass die Ergebnisse GALLIS' zum Teile wohl auf seiner mangelhaften Technik beruhten, wodurch es den Versuchstieren möglich war, zu unterscheiden ob der Experimentator ihnen eine Belohnung vorhielt oder nicht, und sonst (jedenfalls war dies die Erklärung für das Verhalten seines eigenen Javaaffen bei Versuchen, bei welchen es ausgeschlossen war, dass das Tier bemerken konnte, ob eine Belohnung anwesend war oder nicht) der scheinbare Zahlbegriff auf einen adressierten Handlungsrythmus zurückzuführen war, welcher Rhythmus zerstört werden konnte, indem die Zwischenzeiten zwischen den Einzelhandlungen auf das Doppelte oder Dreifache verlängert wurden, und weiter charakteristische Änderungen erfuhr, wenn das Versuchstier bei einigen der Einzelhandlungen nicht die Belohnung fand, die der Experimentator es sonst erwerben liess.

Es schien aber erwünscht, diese, an nur einem Tiere bekommenen Ergebnisse an einem anderen Tiere zu kontrollieren, weil es natürlich nicht ausgeschlossen war, dass ein anderes Tier in anderer Weise auf solche Änderungen reagieren würde, aber auch um zu sehen, ob Affen imstande sind, mehr verwickelte Rhythmen als den vorher studierten zu bewältigen; zugleich



auch, um zu versuchen, etwas mehr über die Weise zu ermitteln, in welcher solche Handlungsrythmen vom Tiere angelernt werden. Es war dies der Grund, warum wir jetzt die Versuche mit einem etwas verwickelteren Rhythmus bei einem anderen Tiere wiederholt haben.

Vorher sei noch eine kurze Bemerkung über eine Arbeit gemacht, die nach den oben erwähnten Arbeiten von GALLIS und BIERENS DE HAAN erschienen ist. KOEHLER, MÜLLER und WACHHOLTZ (1935) haben nämlich die Untersuchungen FISCHELS (1926) über die Unterscheidung von simultan gebotenen Futtermengen bei Tauben wiederholt, und diese mit einer Prüfung ausgedehnt, ob die Taube imstande ist, sich zu erinnern, „wie oft sie eine Handlung ausführte“ (diese Bezeichnung stammt von den genannten Autoren.). Es gelang dabei, ein Tier darauf zu dressieren, von 3–6 in gleicher Entfernung niedergelegten Körnern nur zwei zu fressen und die übrigen unberührt zu lassen. Nicht sehr deutlich ist es aber, wie die Autoren dieses Resultat interpretieren wollen. Sie schreiben, dass die Taube, „weiss, zwei sind erlaubt“ (Sperrung von K., M. und W.), dass sie handelt wie ein Mensch, „der mindestens bis zwei zählen kann“ (Sperrung id.); es wird von „Verzählen“ geredet; die Deutung soll sein, dass die Taube gelernt hat, „auf zwei zu handeln“ (id. id.). Wenn dies alles keine (etwas zweideutige und darum gefährliche) Bildsprache ist, muss man wohl schliessen, dass die Autoren hierbei an ein wirkliches explizites Zählen von seiten der Taube denken. Jedoch handelt es sich hier wiederum um etwas einfacheres: Die Taube ist entweder auf einen Rhythmus „Fressen-Fressen-Weggehen“ dressiert, so wie es der Affe auf ein „Umdrehen-Umdrehen-Nichtberühren“ war, oder sie hat es gelernt, eine Gruppe von zwei „erlaubten“ Körnern gegen einen variierenden Hintergrund von 1–4 „unerlaubten“ Körnern zu sehen, wie die Hühner RÉVÉSZ' (1922). Der wesentlichste Unterschied in der Versuchssituation bei der Taube und dem Affen liegt darin, dass bei der Taube das Futter offen sichtbar war, bei dem Affen durch eine Büchse bedeckt. Dass aber ein Affe es je lernen sollte, ein in seinem Bereiche liegendes Futter nicht zu greifen, ist etwas, was wir bei einem so „fressgierigen“ Tiere wohl nie erwarten dürfen.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Seitdem das obenstehende geschrieben wurde, erschien eine neue Mitteilung über die Leistungen dieser Taube (KOEHLER, 1936), die inzwischen gelernt hatte 4 von 5 – 9 Körnern (oder sogar 5 aus einer ähnlichen



Das Versuchstier zu unseren Versuchen war diesmal ein junger männlicher Schweinsaffe, (*Nemestrinus nemestrinus*), SIMON genannt. Es war ein starkes, gesundes Tier, das bis jetzt nur kurz für andere Versuche gedient hatte. Anfangs war es etwas scheu und schreckhaft, und flüchtete bei Näherung eines Menschen in eine obere Ecke seines Käfigs; diese Scheu verminderte sich bald, obwohl er nie die Anhänglichkeit und das Vertrauen zeigte, das andere junge Artgenossen dem Menschen gegenüber zeigen können. Die Anordnung der Versuche war wie folgt: Das Tier war in einem Käfig untergebracht von  $2,75 \times 2,75$  m Länge und Breite und 2,40 m Höhe, der von drei Seiten mit Drahtgitter bekleidet war, an der vierten aber zu einer Höhe von 1,65 m eine eiserne Wand hatte, über welcher sich wieder eine Drahtgitterwand befand. Anfangs wurde diese letztere während der Versuche mit Kartonblättern bedeckt, um das Tier zu verhindern, den Experimentator bei seinen Vorbereitungen hinter der Wand zu sehen; bei dem Fortschreiten der Dressur erwies dies sich aber nicht mehr nötig, da das Tier bald feste Gewohnheiten bildete (es setzt sich im Intervall zwischen zwei Versuchen auf seine Schlafkiste in der Ecke oder auf einen Kletterbaum in der Mitte des Käfigs), bei welchen es nicht über die eiserne Wand hinausschauen konnte. Gegen eine Seitenwand ausserhalb des Käfigs stand ein 75 cm hoher Tisch; auf diesen wurde bei jedem Versuche ein eisener Deckel mit einer darauf umgestülpten Büchse niedergesetzt, nachdem vorher der Experimentator unsichtbar für das Tier (hinter der eisernen Wand) entweder wirklich ein Stückchen Banane unter die Büchse niedergelegt, oder die Bewegungen des Niederlegens gemacht und die damit verbundenen Geräusche hervorgerufen hatte, ohne ein Stückchen niederzulegen. Der Affe konnte dann von seinem Sitzplatz zu dem Tische hinaufklettern, die Büchse umkehren und die Belohnung (wenn eine anwesend war) nehmen.

---

Zahl) fortzupicken und die übrigen liegen zu lassen. Hierin schreibt KOEHLER: „Die Zwischenpausen zwischen gleich ruhigen, gewissen Schlägen auf erlaubte Körner aber waren manchmal doch sehr verschieden lang, ein deutlicher Hinweis darauf, dass die auf eine bestimmte Anzahl abgestellte Handelsintention nicht im Sinne eines musikalischen Rhythmus aufgefasst werden darf. Kam es doch sogar vor, dass die Taube zwischendurch ein Korn aus der Ritze zwischen den Brettern herauspickte, und doch hintennach ihre Aufgabe, 5 erlaubte Körner vom Pappstreif zu fressen, richtig zu Ende führte.“ Dagegen ist zu erwidern, dass auch der Mensch einen angelernten Rhythmus mit ungleichlangen Zwischenpausen zwischen den Einzelgliedern reproduzieren kann (z.B. eine Melodie in unregelmässiger Weise singen) ohne dass für ihn selbst die rhythmische Bindung dabei verloren geht. Auch kann er freiwillig eine ganz andere Handlung in den Rhythmus einschalten, z. B. Husten, oder einen Gegenstand vom Boden aufheben, und dann seinen unterbrochenen Gesang fortsetzen. Der Rhythmus wird offenbar an erster Stelle geschädigt bei Unregelmässigkeit oder bei zu grossen Intervallen in der Wahrnehmung, also z. B. wenn man eine Melodie anhören soll, oder, wie unserer Affe, einen Rhythmus erkennen muss in den regelmässigen Handlungen des die Büchse niedersetzenden Experimentators. Als Argumente gegen eine rhythmische Bindung der Handlung der Taube sind die Bemerkungen KOEHLERS also nicht stichhaltig.

Bei den jetzigen Versuchen wurde nun je dreimal hintereinander ein Stückchen Banane unter die Büchse gelegt und das vierte Mal die Büchse ohne eine darunter liegende Frucht auf den Tisch gesetzt. Der Affe sollte also lernen, auf die vier Anbietungen einer Serie dreimal positiv und das vierte Mal negativ zu reagieren. Als negativ wurde eine Reaktion bezeichnet, wenn das Tier während 10 Sekunden die Büchse nicht berührte und auch sonst in seinem Benehmen nichts von der Absicht, dies zu tun, merken liess<sup>1)</sup>. Wurde beim vierten Anbieten die Büchse (richtig) nicht berührt, so bekam das Tier ein Stückchen Banane aus der Hand als Belohnung. Der Experimentator sorgte immer genau dafür, beim Niedersetzen der Büchse den Blick starr auf diese zu richten, um das Tier nicht in irgend einer Weise in seinem Verhalten zu beeinflussen. Beobachtung dieses Verhaltens blieb dabei natürlich gut möglich. Die Intervalle zwischen den Einzelversuchen dauerten 10 Sekunden; nach dem vierten Versuche wurde ein längeres Intervall eingeschaltet, während dessen der Experimentator sich nach einem anderen Tisch begab, und dort die Resultate aufzeichnete, wodurch die Versuche deutlich in Gruppen von vier Einzelversuchen getrennt wurden. Zehn solche Gruppen bildeten eine Versuchsserie, und täglich wurden meistens, wenn das Tier gut arbeiten wollte, etwa fünf solche Serien durchgeführt. Das Umdrehen der Büchse zwecks Erwerbung der Belohnung wurde natürlich von dem Tiere ohne Schwierigkeit ausgeführt, und auch die für die Versuche notwendige Regelmässigkeit wurde in einigen Tagen erreicht.

## II.

Wie gesagt, war es unsere erste Absicht, zu verfolgen, wie sich aus der natürlichen + + + + Reaktion, bei welcher bei jedem Anbieten die Büchse umgedreht wurde, der gewünschte + + + — Rhythmus entwickeln werde. Während der ersten drei Tage (150 Versuchsgruppen) reagierte das Tier auf alle Anbietungen positiv, d. h. es drehte jedesmal die Büchse um. Um ihm das lässige Immer-umkehren der Büchse auszutreiben, und so die Dressur zu beschleunigen, wurde ihm dann vom vierten Tage an bei jeder (fehlerhaften) Umdrehung der Büchse beim vierten Anbieten als Strafe ein Schreck eingejagt: der Experimentator schlug einige Male die Büchse stark auf den Tisch. Die Wirkung war das erste Mal etwas stärker als beabsichtigt wurde: das Tier wagte es danach während etwa 5 Minuten nicht, näherzukommen und drehte dann noch ängstlich und zögernd die Büchse um. Dieses Zögern blieb noch einige Tage

<sup>1)</sup> Bald bildete er die Gewohnheit, bei negativer Reaktion sich umzudrehen oder nach einer anderen Seite zu sehen. Einmal (am 13. Versuchstage) sass er am Gitter, als der Experimentator beim vierten Anbieten die Büchse niedersetzen wollte; er ging dann direkt weg, als er die Büchse sah.

bemerkbar. Eine andere Wirkung war, dass das Tier nun auch bisweilen bei anderen Anbietungen als der vierten negativ reagierte; so reagierte es das zweite mal + — — — und nachher in derselben Serie einmal — — + —, einmal + — +. + und einmal — + + +. Wir wollen hierbei gleich hervorheben, dass

TABELLE I.

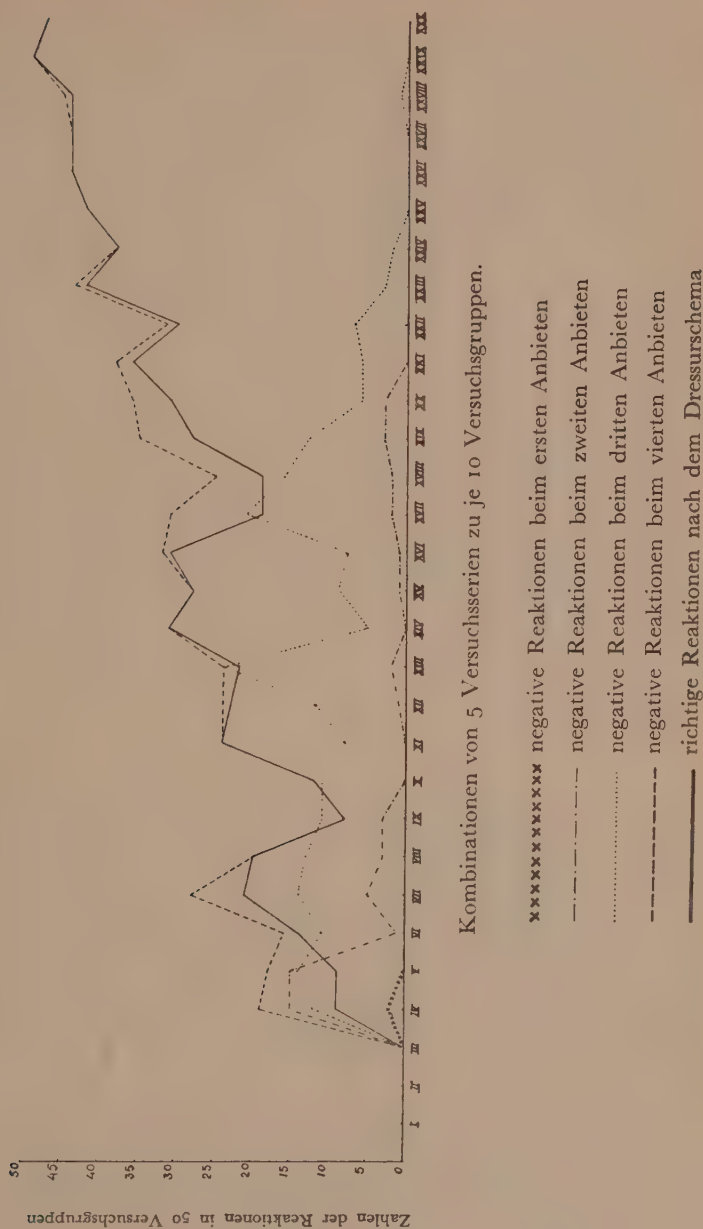
Dressurverlauf bei Dressur auf +++—

(Bei jedem Versuchstag ist zwischen Klammern angegeben, wie viele Serien an diesem Tage ausgeführt wurden).

Versuchs- tag	Negative Reaktionen				Zahl der richtigen Reaktionen	Tages- prozent
	auf I	auf II	auf III	auf IV		
I (5)	0	0	0	0	0	0
II (4)	0	0	0	0	0	0
III (6)	0	0	0	0	0	0
IV (6)	2	15	12	19	9	15
V (2)	0	12	9	11	4	13
VI (6)	0	3	10	22	19	32
VII (2)	0	3	9	6	2	10
VIII (5)	0	4	15	28	24	48
IX (6)	0	2	14	17	17	28
X (6)	0	3	16	13	13	22
XI (5)	0	0	7	18	18	36
XII (5)	0	0	8	26	26	52
XIII (5)	0	2	20	24	22	44
XIV (6)	0	1	15	34	33	55
XV (6)	0	1	9	34	34	57
XVI (6)	0	1	12	37	36	60
XVII (5)	0	2	21	31	18	36
XVIII (4)	0	2	14	20	15	37
XIX (2)	0	0	4	13	11	55
XX (4)	0	6	14	31	21	52
XXI (5)	0	0	3	35	35	70
XXII (3)	0	0	4	23	21	70
XXIII (5)	0	0	5	31	31	62
XXIV (3)	0	0	2	25	24	80
XXV (6)	0	0	3	50	49	82
XXVI (3)	0	0	2	22	22	73
XXVII (5)	0	0	0	42	42	84
XXVIII (3)	0	0	0	26	26	87
XXIX (5)	0	0	0	43	43	86
XXX (5)	0	0	0	46	46	92
XXXI (5)	0	0	1	48	47	94
XXXII (5)	0	0	0	48	48	96

negative Reaktion auf die erste Anbietung einer Gruppe während der ganzen Dressur nur in dieser Serie vorkam, sodass sie wahrscheinlich einer etwas zu starken Schreckwirkung bei dem Hören des Schalles des Schlagens zuzuschreiben ist. Negative Reaktionen beim zweiten, dritten und vierten Anbieten kamen aber danach noch oft vor (beim vierten Anbieten war die negative Reaktion natürlich die richtige). Das Tier sollte nun lernen, aus dem Wirrwarr von negativen und positiven Reaktionen bei den vier Anbietungen einer Gruppe den gewünschten Rhythmus  $+++ -$  herauszukristallisieren.

Diese Dressur nahm ungefähr 32 Versuchstage in Anspruch (150 Versuchsserien zu je  $10 \times 4$  Einzelversuchen), und verlief mit den üblichen Rückfällen, für welche eine ordentliche Erklärung nicht zu geben ist. In Tabelle I haben wir den Verlauf der Dressur über die verschiedenen Versuchstage wiedergegeben und dabei neben der Zahl der richtigen Gesamtreaktionen auch die Zahl der negativen Reaktionen auf die vier verschiedenen Anbietungen (die ersten drei fehlerhaft, die vierte richtig) angegeben. Da die Zahl der Versuche an jedem Tage nicht immer gleich gross war, haben wir in den Kurven der Fig. 1 die Ergebnisse noch in Kombinationen von je 5 Versuchsserien (50 Versuchsgruppen) geordnet. In diesen Kurven wird es deutlich, wie sich aus den positiven und negativen Reaktionen der gewünschte Rhythmus bildet. Man sieht, dass die Dressur in drei ungleich langen Etappen verlief. In den ersten 15 Versuchsserien (150 Versuchsgruppen) wurde vom Tiere nur positiv reagiert und damit kein einziges Mal nach dem gewollten Dressurrhythmus gehandelt. Als dann, wie gesagt, am vierten Tage eine Strafe eingeführt wurde, änderte sich sein Verhalten insofern, dass es häufig mit einer negativen Reaktion reagierte, aber, wie schon bemerkt wurde (mit Ausnahme der ersten Serie nach Einführung der Strafe) nicht bei der ersten, sondern nur bei den drei letzten Anbietungen einer Gruppe. Während 10 Versuchsserien blieben die negativen Reaktionen beim zweiten, dritten und vierten Anbieten ungefähr gleich gross, und die Zahl der richtig nach dem Dressurschema verlaufenden Gruppen war dadurch geringer als die Zahl der negativen Reaktionen beim vierten Anbieten. Danach fingen die negativen Reaktionen auf das zweite Anbieten erst zu verschwinden an, während diejenigen der beiden letzten Anbietungen noch ungefähr eine ähnliche Zahl zeigten. Erst etwa





von der 65. Versuchsserie ab blieb die Zahl der negativen Reaktionen beim dritten Anbieten deutlich hinter derjenigen beim vierten Anbieten zurück. Nach der 100. Versuchsserie kamen keine Fehler beim zweiten Anbieten mehr vor, und nach der 120. keine (mit nur einer Ausnahme) mehr beim dritten, obwohl eine gewisse Neigung, auch beim dritten Anbieten negativ zu reagieren, bemerkbar blieb in seinem langsameren und mehr zögernden Herankommen. Die Fehler bestanden danach nur noch darin, dass das Tier bisweilen beim vierten Anbieten positiv statt negativ reagierte. Die Linie der negativen Reaktionen beim vierten Anbieten und diejenige der richtigen Gesamtreaktionen fielen dann schliesslich zusammen. Als er dann endlich in  $2 \times 50$  Versuchsgruppen nur noch bzw. ein- und dreimal mit  $++++$  statt  $+++ -$  reagierte, wurde die Dressur (nach 150 Versuchsserien) als vollendet erachtet<sup>1)</sup>.

Zusammenfassend können wir über die Dressur also sagen, dass fehlerhafte negative Reaktionen beim zweiten und dritten Anbieten von vorn nach hinten allmählich verschwanden, während sie beim vierten gleichzeitig verstärkt wurden. Am längsten bleibt als Fehler das Positiv-Reagieren beim vierten Anbieten bestehen, was verständlich ist, weil das Tier beim Nichtberühren der Büchse einen starken Drang (Büchse-Umdrehen heisst meistens Futterfinden!) überwinden muss.

### III.

Nachdem das Tier also gelernt hatte, auf die vier aufeinanderfolgenden Anbietungen nach dem Rhythmus „ja-ja-ja-nein“ zu reagieren, wurde die Frage gestellt, in welcher Weise dieser Rhythmus beeinflusst und geändert werden würde, wenn das Tier bei Umkehrung der Büchse in einigen Fällen nicht mehr das gewöhnliche Bananenstückchen fände, sondern entweder keine Belohnung, oder im Gegenteil eine doppelte oder dreifache antreffen würde. Zu diesem Zwecke wurden ihm die drei Bananenstückchen der vorherigen Dressur (in einigen Fällen

<sup>1)</sup> Zur Kontrolle wurden dann noch einige Versuche angestellt, bei welchen auch beim vierten Anbieten ein Stückchen Banane unter die Büchse gelegt war. Er reagierte aber immer mit  $+++ -$ , womit bewiesen war, dass er das Fehlen der Belohnung beim vierten Anbieten nicht bemerkte und sich bei seinen Reaktionen nicht nach der Anwesenheit oder dem Fehlen der Belohnung richtete.

waren es diesmal nur zwei) in 12 verschiedenen Kombinationen angeboten, jedesmal wechselnd mit einem Anbieten in der vorherigen Kombination (1 + 1 + 1 + 0), letzteres, um den normalen Dressur-rhythmus fortwährend zu kontrollieren und bei ihm lebendig zu halten. Alle diese 96 Versuche wurden an fünf aufeinanderfolgenden Versuchstagen wiederholt. Von den 60 Anbietungen nach dem Normalrhythmus machte er nur einmal einen Fehler (+ + + + statt + + + -).

Die ersten Male, als das Tier bei Umkehrung der Büchse nichts fand, war es merkbar erstaunt und äusserte dies, indem es in Wut in die Richtung der Büchse oder der Hand des Experimentators schlug. Besonders war dies der Fall, wenn es zweimal hintereinander nichts bekam, oder das erste Mal in einer Gruppe unter der Büchse nichts fand. Die Belohnung bei der ersten Umkehrung war also tief in seinem Gedächtnis verankert. Bald aber verschwanden diese emotionellen Äusserungen, und nach einiger Zeit ging er ruhig weg, wenn er beim Umkehren der Büchse keine Belohnung fand.

Die Kombinationen und die Reaktionen des Tieres darauf findet man in Tabelle II zusammengefasst. Was lehren uns diese Reaktionen?

TABELLE II.

Änderungen in den Anbietungen und Reaktion darauf.

Anbietung		Reaktion				
		1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag
	1 + 1 + 1 + 0	+ + + -	+ + + -	+ + + -	+ + + -	+ + + -
a	2 + 1 + 0 + 0	+ + + +	+ + - +	+ + + +	+ + + +	+ + - +
b	1 + 1 + 0 + 0	+ + + +	+ + + -	+ + + -	+ + + -	+ + + +
c	1 + 2 + 0 + 0	+ + + +	+ + + +	+ + - +	+ + - +	+ + - +
d	3 + 0 + 0 + 0	+ + + +	+ + + +	+ + + -	+ + + +	+ + - +
e	1 + 1 + 0 + 1	+ + + +	+ + + +	+ + + -	+ + + +	+ + + +
f	1 + 0 + 1 + 1	+ + + +	+ + + +	+ + - +	+ + + +	+ + + -
g	0 + 1 + 1 + 1	+ + + -	+ + + -	+ + + -	+ + + -	+ + + +
h	2 + 0 + 0 + 1	+ + + -	+ + - +	+ + + +	+ + - +	+ + + +
i	1 + 0 + 0 + 1	+ + + -	+ + + +	+ + + +	+ + + +	+ + + +
j	0 + 0 + 2 + 1	+ + - +	+ + + +	+ + + +	+ + + +	+ + + +
k	0 + 3 + 0 + 0	+ + - -	+ + - -	+ + + -	+ + - -	+ + - -
l	0 + 2 + 1 + 0	+ + + -	+ + + -	+ + + -	+ + - -	+ + - -

Erstens noch einmal, dass hier wiederum keine Rede davon ist, dass das Tier abgezählt hätte, bis drei Stückchen gefunden waren; denn dann hätte er bei *a* und *c*  $++--$  reagieren müssen (was er nie tat), bei *d*  $+---$  (was er auch nie tat), bei *k*  $++--$  (was er viermal tat) und bei *l*  $+++--$  (was er dreimal tat). In allen anderen Kombinationen hätte er mit  $++++$  reagieren müssen, was nur in 20 von 35 Fällen geschah. Also im ganzen auf 60 Versuche 27 Reaktionen, die sich einer Zählhypothese anschliessen liessen, gegen 33, die mit einer solchen bestimmt streitig sind.

Aber auch wie früher zeigt es sich, dass der adressierte Rhythmus durch die Änderungen im Anbieten nicht unbeeinflusst bleibt. Denn von den 60 Reaktionen verliefen nur 16 nach dem  $+++--$  Schema. Die Frage ist nun, ob wir eine Regel finden können, welche die Beeinflussung der Reaktionen durch die Änderungen im Anbieten erklären kann.

Bei den vorherigen Versuchen (1935) (mit einem anderen Tiere!) hatten wir die Voraussetzung gemacht, dass das Tier die Nieten (d. h. diejenigen Male, dass es bei Umdrehung der Büchse nichts fand) einfach nicht mit in den Rhythmus einbezog, also handelte, als ob es die Büchse dann gar nicht umgekehrt hätte. Dies gab eine ziemlich gute Erklärung für sein Handeln: Von den 25 Kontrollversuchen wurden hiermit 18 sicher erklärt und 4 mit grosser Wahrscheinlichkeit, während nur 3 Reaktionen sich nicht hiermit erklären liessen. Hier bei diesem Tiere und bei dem verwickelteren Rhythmus liegt die Sache weniger einfach. Hätte das Tier jetzt die Nieten einfach in seinen Handlungsrythmus nicht mit einbezogen, so hätte es jedesmal mit  $++++$  antworten müssen. Dies tat es in den 60 Versuchen nur 28 mal. Mit dieser Annahme allein kommen wir also nicht aus.

Sehen wir nun einmal, auf welche Weisen er auf die Anbietungen reagierte und wie oft die verschiedenen Reaktionsweisen vorkamen. Es zeigt sich, dass von den 60 Reaktionen 28 mal  $++++$  vorkam, 16 mal  $+++--$ , 10 mal  $++--+$  und 6 mal  $++--$ . Es fällt hierbei auf, dass eine negative Unterreaktion (das Nichtberühren der Büchse) nie beim ersten oder zweiten Anbieten auftrat, obwohl dies, z. B. bei *d*, sehr wohl erwartet werden konnte. Das Positiv-Reagieren auf das erste und zweite Anbieten war also fest in seinem Verhalten verankert,

und der Zweifel, ob positiv oder negativ reagiert werden sollte, trat nur bei den letzten beiden Anbietungen auf.

Was kann nun bei diesen Anbietungen Anlass zu einer negativen Reaktion gegeben haben? Beim vierten Anbieten war dies zweifellos der adressierte Handlungsrythmus, der sich ausspielte, wenn auch einige Umdrehungen ergebnislos geblieben waren. Die Male, in welchen das Tier dem angelernten Handlungsrythmus gehorchte, zusammen mit denjenigen, bei welchen es den Rythmus durch Nichtmiteinbeziehen der erfolglosen Umkehrungen geändert hatte, betragen zusammen 44 von den 60 Reaktionen. Für die übrigen 16 Reaktionen eine das Verhalten erklärende Regel zu finden, scheint uns schwierig. Wenn man die  $++--$  Reaktion vielleicht damit erklären wollte, dass das Tier negativ reagierte, sobald es eine grosse Menge Futter erworben hatte (dafür spricht, dass diese Reaktion 4 mal auf 5 mal vorkommt bei  $k$ ), so spricht dagegen, dass sie nicht bei  $d$  vorkommt, wo in diesem Falle ebensogut ein  $++--$  oder sogar ein  $+- - -$  oder ein  $+- - +$  zu erwarten wäre. Auch die negative Reaktion beim dritten Anbieten ( $++-+$ ) ist nicht recht zu erklären. Man könnte annehmen, dass sie auf ein „schon viel Futter bekommen haben“ folgt; aber es ist klar, dass dies in verschiedenen Fällen nicht zutrifft (so z. B. wieder bei  $d$ ). Wir können nichts Anderes sagen, als dass hier der „Zufall“, d. h. der Komplex verschiedener unkontrollierbarer und unerkennbarer Faktoren, Ausdruck von verschiedenen subjektiven Zuständen und Affekten, die uns wieder daran erinnern, dass wir hier das Verhalten eines lebenden Tieres und nicht die Bewegungen einer Maschine studieren, eingingriffen und das Tier von den beiden Prinzipien, die sein Handeln an erster Stelle beherrschten: dem Folgen des adressierten Rythmus und dem Nichtmiteinbeziehen der Niete, abgeführt hat.

Bei den vorigen Versuchen hatten wir auch noch die Frage gestellt, was geschehen würde, wenn auf diese geänderten Anbietungen noch eine Extraanbietung folgen würde. Auch diesmal haben wir dies untersucht. Das Ergebnis war aber sehr wenig deutlich. Die Reaktionen des Tieres auf die fünffachen Anbietungen waren so verschieden, dass eine feste Regel darin nicht zu entdecken war. Offenbar brachten die zu grosse Zahl der Anbietungen und die vielen Niete, die darin eingeschaltet waren, das Tier in Verwirrung. Diese war so gross, dass nach der dritten Serie dieser Versuche der ursprüngliche Rythmus



sogar verloren zu gehen drohte, und er anfang, auch bei dem normalen Anbieten Fehler zu machen. Besonders trat dann wieder die Neigung auf, das dritte Mal negativ statt positiv zu reagieren. Wohl gelang es in kurzer Zeit, ihn wieder zu dem normalen Rhythmus zurückzubringen, aber die Reaktionen auf das fünffache Anbieten zeigten auch nachher wenig Einheitlichkeit und Ordnung. Es machte den Eindruck, dass der Affe es jetzt nur seiner Laune überliess, ob er positiv oder negativ reagieren werde, und die Bindung der Rhythmik ganz verloren gegangen war.

Mit mehr Erfolg haben wir ein anderes Experiment der vorherigen Versuche wiederholt, nämlich die Prüfung, welchen Einfluss eine Verlängerung der Intervalle zwischen den einzelnen Anbietungen auf den Handlungsrythmus haben würde. Als das normale Intervall von 10 auf 15 Sekunden gebracht wurde, hatte dies wenig Wirkung: von 10 Versuchsgruppen einer Serie waren 9 gut und nur eine fehlerhaft (+ + + +). Bei einem Intervall von 20 Sekunden waren auf 10 nur noch 4 gut, und bei einem Intervall von 30 Sekunden waren alle fehlerhaft (+ + + +). Also auch hier wieder wurde bei Verdoppelung des Intervalles der Rhythmus halb, bei Verdreifachung ganz zerstört, was mit Demjenigen übereinstimmt, was wir bei dem früheren Affen bei dem dreifachen Rhythmus (+ + -) fanden.

#### IV.

Es interessierte uns nun, zu sehen, was geschehen würde, wenn wir jetzt versuchten, das Tier auf einfachere Rhythmen als den bis jetzt befolgten umzudressieren. Zu diesem Zwecke liessen wir zuerst ein Element aus unserem Anbieten weg und legten ihm also 1 + 1 + 0 statt 1 + 1 + 1 + 0 Stückchen Banane unter die Büchse. Er sollte also jetzt lernen, mit + + - zu reagieren.

Als er zum ersten Male kein Stückchen beim dritten Anbieten fand, war SIMON merkbar verwundert. Dies äusserte sich darin, dass er die umgekehrte Büchse nicht wie sonst liegen liess, sondern sie wegdrückte und umhersuchte, ob die Banane doch nicht anwesend sei. Die Erwartung etwas sinnlich nicht Bemerkbares und das Erkennen der Inkongruenz zwischen dem Erwarteten und dem Wahrgenommenen waren wiederum deutlich in seinem Verhalten zu bemerken.



Von der zweiten Gruppe von drei Versuchen an bekam er dann einen leisen Schlag auf die Hand, wenn er beim dritten Versuche positiv reagierte. Dies verwirrte ihn anfangs etwas, sodass er erst etwas ängstlich und unregelmässig arbeitete, aber bald war diese Verwirrung überwunden und arbeitete er wie vorher. Die Fehlerzahl nahm sehr schnell ab, schneller, als wir erwartet hatten: Am ersten Tage waren die Fehler in 5 Serien von 10 Versuchsgruppen bezw. 6, 5, 1, 0 und 0; am zweiten Tage 3, 2, 1, 0 und 0, und am dritten Tage 0, 1 und 0. Die Fehler waren fast alle, wie zu erwarten war, + + +; nur zweimal reagierte er mit + - -. Damit wurde die neue Dressur als vollendet erachtet. Auch eine Serie Kontrollversuche mit Anbieten 1 + 1 + 1 unter der Büchse wurde fehlerlos mit + + - beantwortet.

Es folgten dann wiederum Versuche, bei welchen die beiden Stückchen in anderer Kombination angeboten wurden. Tabelle III gibt hiervon das Ergebnis. Wie man sieht, wurde im allgemeinen, wie dies auch bei dem vorigen Versuchstier der Fall war, an dem neuen einfacheren Rhythmus besser festgehalten als an den mehr verwickelten: in 16 von 25 Versuchen antwortete er mit dem angelernten + + -. Weiter reagierte er sechsmal mit + + + (wovon viermal bei *e* 0 + 0 + 1 und zweimal bei *b* 1 + 0 + 0) und dreimal mit + - - (alle drei bei *a* 2 + 0 + 0). Es sind hier wiederum die Fälle, in welchen zwei Nieten im Anbieten aufeinander folgten, bei welchen die Abweichungen vom Rhythmus vorkamen. Bei 0 + 0 + 1 und

TABELLE III.

Änderungen in den Anbietungen und Reaktion darauf  
beim vereinfachten Rhythmus

Anbietung		Reaktion				
		1. Tag			2. Tag	
	1 + 1 + 0	+ + -	+ + -	+ + -	+ + -	+ + -
a	2 + 0 + 0	+ + -	+ + -	+ - -	+ - -	+ - -
b	1 + 0 + 0	+ + +	+ + -	+ + -	+ + -	+ + +
c	0 + 1 + 1	+ + -	+ + -	+ + -	+ + -	+ + -
d	0 + 2 + 0	+ + -	+ + -	+ + -	+ + -	+ + -
e	0 + 0 + 1	+ + +	+ + +	+ + -	+ + +	+ + +

bei  $1 + 0 + 0$  verdrängte dann die Tendenz, Nieten nicht miteinzubeziehen, den angelernten Dressurrhythmus, während bei  $2 + 0 + 0$  wohl die oben schon erwähnte Tendenz, nach „schon viel Futter“ negativ zu reagieren (vielleicht, weil er noch mit dem Zerkauen des Futters beschäftigt war?), die Handlung mitbeeinflusst haben kann. (Dass es sich hier plötzlich um ein wirkliches Zählen handeln sollte, ist schon darum unwahrscheinlich, weil nicht anzunehmen ist, dass das Tier in so wenigen Versuchen gelernt haben sollte, dass es jetzt „nur 2“, gegen vorher 3 Stückchen bekommen werde.)

Wir haben auch hier wieder den Einfluss der Verlängerung der Intervalle zwischen den Einzelversuchen geprüft. Bei Verlängerung des Intervalles von 10 auf 20 Sekunden fielen von 10 Versuchsgruppen nur noch 5, und bei Verlängerung auf 30 Sekunden noch 2 richtig aus. Der einfachere Rhythmus wurde durch Intervallverlängerung etwas weniger gestört als vorher der verwickeltere.

Zum Schluss wurde der Rhythmus noch mehr vereinfacht, und ihm  $1 + 0$  Stückchen Banane geboten, worauf mit  $+$  — zu reagieren war. Dieser neue Rhythmus wurde sehr schnell gelernt: Das Tier zeigte nun keine Verwunderung mehr, als es das zweite Mal keine Belohnung mehr fand, und passte sich sehr schnell dem neuen Alternierungsrhythmus an. In drei Tagen machte es in 8 Versuchsserien von 10 Versuchsgruppen bzw. 2, 3, 0, 0, 1, 0, 1 und 0 Fehler. Auch auf Kontrollversuche, bei welchen  $1 + 1$  Stückchen angeboten wurden, reagierte es richtig mit  $+$  —. Am dritten Tage wurden dann noch einmal die Anbietungen anders kombiniert und um eine vermehrt. In Tabelle IV findet man davon das Ergebnis: Die Kontroll-

TABELLE IV.

Vermehrung der Anbietungen beim Alternierungs-rhythmus.

Anbietung		Reaktion				
		1. Tag			2. Tag	
$1 + 0$		$+-$	$+-$	$+-$	$+-$	$+-$
a	$0 + 1 + 0$	$+-+$	$++-$	$++-$	$++-$	$++-$
b	$1 + 0 + 1$	$+-$	$+-$	$+-$	$+-$	$+-$
c	$0 + 0 + 1$	$++-$	$++-$	$++-$	$++-$	$++-$

versuche verliefen fehlerlos; die Anbietung  $1 + 0 + 1$  wurde fünfmal mit  $+$   $-$   $-$  beantwortet, was verständlich ist (obwohl auch  $+$   $-$   $+$  erwartet werden konnte: Sobald der Rhythmus normal abgespielt ist, kann natürlich sowohl eine positive wie negative Reaktion erwartet werden);  $0 + 0 + 1$  und  $0 + 1 + 0$  wurden beide je viermal mit  $+$   $+$   $-$  beantwortet und einmal mit  $+$   $-$   $+$ . Die  $+$   $+$   $-$  Reaktion ist im letzten Falle diejenige, welche bei Nichtmiteinbeziehen der Nieten erwartet wurde, während bei  $+$   $-$   $+$  der Dressurrhythmus offenbar überwiegt; beim Anbieten  $0 + 0 + 1$  war  $+$   $+$   $+$  zu erwarten gewesen; aber es scheint, dass hier der Alternierungsdrang schliesslich dem Tiere zu stark ward. Auch ist es möglich, dass hier der frühere Rhythmus wieder aktiviert wurde.

Vielleicht werden unsere Erklärungsversuche für die Reaktionen des Tieres bei Änderungen im Dressurrhythmus Manchem etwas gesucht vorkommen. Das würde denn heissen: Bei Änderung des Rhythmus des Anbietens wird der Rhythmus der Reaktion gestört, ohne dass wir eine deutliche Gesetzmässigkeit in dieser Störung entdecken können. Wahrscheinlich werden auch wohl nicht alle Tiere auf solche Änderungen in ähnlicher Weise reagieren: eins wird vielleicht anderen Regeln folgen wie ein anderes und ein drittes vielleicht regelloser reagieren als die beiden anderen. Jedes Versuchstier bedeutet einen Fall an sich. Affen sind Individuen und nicht Typen, und je mehr man sich vergleichenderweise mit ihnen beschäftigt, um so mehr bemerkt man, dass individuelle Dispositionen, seien diese nun angeboren oder im früheren Leben gebildet, in starkem Masse ihr Verhalten bei solchen Versuchen beeinflussen.

Etwas Besonderes trat noch zutage, als wir prüfen wollten, wie jetzt auf die Verlängerung des Intervalles reagiert werden würde. Bei einer Verlängerung des Intervalles von 10 auf 20 Sekunden waren von 10 Versuchsgruppen noch alle gut, bei Verlängerung auf 30 Sekunden von 10 Gruppen die ersten 4 fehlerhaft, die letzten 6 gut. Es machte den Eindruck, als ob das Tier hier plötzlich einen Fingerzeig gefunden habe, nach welchem es sich richten konnte. Vielleicht war es dies, dass vor dem ersten Anbieten der Experimentator von dem Tisch, wo das Resultat aufgeschrieben wurde, hinter die eiserne Wand ging und von dort mit der Büchse hervorkam, während beim zweiten Anbieten der Gang vom Tisch hinter der Wand ausfiel. Denn jetzt machte das Tier, auch bei grösseren Intervallen, fast keine

Fehler, und kann man eigentlich nicht sagen, dass der Rhythmus durch zu grosse Zunahme der Intervallen gestört wurde: Bei einem Intervall von 40 Sekunden waren 10 Gruppen auf 10 gut, bei einer Minute 4 auf 5, bei  $1\frac{1}{2}$  Minuten 4 auf 5 und bei 3 Minuten 2 auf 2. Dass man, wenn das Tier sich nun wirklich nach den Handlungen des Experimentators richtete, hier aber nicht mehr von einem Bewahren des Rhythmus sprechen kann, wird deutlich sein.

## V.

Fassen wir nunmehr unsere Ergebnisse zusammen. Es gelang diesmal, einen Affen (*Nemestrinus nemestrinus*) auf einen vierfachen Rhythmus (+ + + -) zu dressieren, wobei der ursprüngliche Reaktionskomplex + + + + nach Einführung einer Strafe bei positiver Reaktion auf das vierte Anbieten zuerst in ein ordnungsloses Durcheinander von positiven und negativen Reaktionen überging, aus welchem dann erst die negativen Reaktionen beim zweiten Anbieten und danach diejenigen beim dritten verschwanden, während sich die negativen Reaktionen beim vierten Anbieten je länger desto mehr fixierten. Danach wurde untersucht, in welcher Weise der andressierte Rhythmus modifiziert wurde wenn das Tier bei der positiven Reaktion auf die ersten drei Anbietungen bisweilen keine oder eine doppelte Belohnung bekommen werde. Es zeigte sich, dass dann hauptsächlich zwei Tendenzen sein Verhalten beherrschten: Folgen des andressierten Rhythmus, und Nichtmiteinbeziehen der nicht-belohnten Reaktionen in diesem Rhythmus. Jedoch kamen auch Fälle vor, in welchen andere, unbekannte, Faktoren ihren Einfluss zeigten, die wir am besten als „Zufallsfaktoren“ oder als Ausdruck einer „Laune“ des Tieres bezeichnen, wie dies ein zu spontaner Handlung geeignetes Individuum zeigen kann, und wodurch eine gewisse Unregelmässigkeit und Ungesetzmässigkeit in seinem Verhalten hervortritt. Dass bei Verlängerung der Intervalle zwischen den Anbietungen der Dressurrhythmus bald verloren geht, weist nochmals auf die rhythmische Bindung seiner Handlungen hin. Wenn das Tier an einen relativ verwickelten Rhythmus gewöhnt ist, verläuft die Dressur auf einen einfacheren Rhythmus ziemlich leicht; dieser einfachere Rhythmus wird dann durch Verlängerung der Intervalle weniger gestört als dies vorher beim verwickelteren der Fall war.

## LITERATUR.

- BIERENS DE HAAN, J. A. (1935): Zahlbegriff und Handlungsrythmus bei einem Affen. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Physiol., LIV, 1935.
- FISCHEL, W. (1926): Haben Vögel ein „Zahlengedächtnis“? Zeitschr. vergl. Physiol., IV, 1926.
- GALLIS, P. (1932): Les animaux savent-ils compter? Bull. Soc. roy. Sc. Liège, 1932.
- KOEHLER, O., MULLER, O. und WACHHOLTZ, R. (1935): Kann die Taube Anzahlen erfassen? Verh. D. Zool. Ges., 1935.
- KOEHLER, O. (1936): Der Film in der Tierpsychologie. Der Biologe, V, 1936.
- RÉVÉSZ, G. (1922): Tierpsychologische Untersuchungen (Versuche an Hühnern.) Zeitschr. für Psychol., CXXXVIII, 1922.
-



# VITAL- UND SUPRAVITALFÄRBUNG VERSCHIEDENER ORGANE UND ORGANSYSTEME VON AMPHIOXUS LANCEOLATUS

VON

P. B. VAN WEEL.

AUS DER ZOOLOGISCHEN STATION, NEAPEL, UND DEM INSTITUT FÜR  
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE, UTRECHT.

Mit 5 Textabbildungen (18 Einzelbildern).

## INHALTSVERZEICHNIS.

	Seite.
Einleitung. . . . .	160
Technik . . . . .	161
Vital- und Supravitalfärbung mit basischen Farbstoffen . . . . .	161
a. Der Darm . . . . .	161
b. Der Kiemenkorb . . . . .	167
c. Die Excretionsorgane . . . . .	169
Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen . . . . .	171
a. Der Darm . . . . .	172
b. Der Kiemenkorb . . . . .	172
c. Die Excretionsorgane . . . . .	173
Vitalfärbung mit Leukomethylenblau . . . . .	174
Zusammenfassung . . . . .	175
Literatur . . . . .	176

## EINLEITUNG.

Während ich im Sommer 1935 die Ernährungsbiologie von *Amphioxus* bearbeitete (noch unveröffentlicht), entschloss ich mich die verschiedenen Organe und Organsysteme mit Hilfe der Vitalfärbung im Leben zu untersuchen. Da *Amphioxus* histophysiologisch noch gar nicht untersucht worden war, erschien es mir angebracht diese Lücke in der Kenntnis dieses interessanten Tieres einigermassen auszufüllen, besonders da es sich herausstellte, dass der Darm sich ganz spezifisch gegenüber der Vitalfärbung durch basische Farbstoffe verhält, während auch die Protonephridien, besonders die Solenocyten, sich dem Farbstoff gegenüber anders verhalten als bisher bei Excretionsorganen bekannt war.

## TECHNIK.

Benutzt wurden basische und saure Farbstoffe. Zur Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen wurden die Tiere in ganz schwache (etwa 1:100000) Lösungen gebracht, nach 1-2 Stunden mit Urethan narkotisiert, die verschiedenen Organe herauspräpariert und in Seewasser untersucht. Zur Supravitalfärbung wurden die Organe in Farbstofflösungen von etwa 1:10000 gebracht und gleich darauf, oder nach etwa 30 Minuten untersucht. Supravitalfärbung mit sauren Farbstoffen gelang nicht (siehe auch Seite 172), sodass nur vital gefärbt wurde. Die Tiere blieben dazu 2-3 Tage in der Farblösung.

Als basische Farbstoffe wurden verwendet: Toluidinblau, Neutralrot, Nilblausulfat und Methylenblau, als saure: Trypanblau, Lithiumkarmin und Pyrrolblau. Zur Mitochondrienfärbung wurde Janusgrün B (Höchst) benutzt. Für die Aufdeckung von Oxydo-Reduktionsprozessen wurde Leukomethylenblau benutzt. Dazu wurde das Methylenblau mit Rongalit reduziert, und von der Stammlösung einige Tropfen dem Seewasser, worin sich die Organe befanden, zugesetzt. Von grösster Wichtigkeit ist, dass das Reduktionsmittel gerade so im Überschuss ist, dass beim vorsichtigen Schütteln keine Blaufärbung auftritt.

## VITAL- UND SUPRAVITALFÄRBUNG MIT BASISCHEN FARBSTOFFEN.

Die basischen Farbstoffe erzeugten im grossen und ganzen dasselbe Bild. Meistens wurde daher Toluidinblau verwendet, da es augenscheinlich am leichtesten aufgenommen wird und durch seinen metachromatischen Umschlag von Blau über eine ganze Skala von „Mischfarben“ nach rot-violett die besten Bilder gibt. Zwar sind Neutralrot, Methylenblau und Nilblausulfat auch mehr oder weniger metachromatisch, doch schränkt sich der Umschlag bei diesen Farbstoffen mehr ein, ist jedenfalls nicht so deutlich wie bei Toluidinblau. Wenn also kein Farbstoff ausdrücklich genannt ist, wird Toluidinblau gemeint.

## a. Der Darm.

Der ganze Darmtrakt, ausgenommen den Kiemendarm (siehe dazu den Abschnitt: der Kiemenkorb), färbt sich im allgemeinen sehr schwer. Nur nach Fettfütterung werden die Farbstoffe rascher aufgenommen (vergl. E. RIES u. G. SCHÖLZEL, 1934, und ausführlicher in P. B. VAN WEEL: Die Ernährungsbiologie von *Amphioxus*). Aber auch die verschiedenen Arbeits-, bzw. Restitutionsstadien der Darmzellen bestimmen die mehr oder weniger rasche Aufnahme des Farbstoffes. Am schwersten ist die sog. Stapelzelle vital zu färben, oft gelingt dies gar nicht.

In den Stapelzellen ist das apikale Drittel mit Proenzymgranula angefüllt, während basal ausser den Lipochondrien nur wenig winzige Granula liegen, die die Vorstufen der Proenzym- oder Sekretgranula bilden. (Da es nicht sicher ist, ob diese Granula ausser den Enzymen auch noch andere Sekretprodukte enthalten, werde ich weiter nur von Sekretgranula sprechen). Am schnellsten werden die resorptionsfähigen Zellen (oder Resorptionszellen), d.h. die Zellen, die eben extruiert haben und allmählich anfangen zu restituieren, gefärbt. Dazwischen sind die Stadien, in denen die von den Lipochondrien abgeschnürten Tochtergranula sich insgesamt zum Zellapex bewegen. Die Zelle färbt sich dann leichter als die Stapelzelle, schwerer als die Resorptionszelle.

Bei der Stapelzelle ist erst nach 15–30 Minuten der Beginn einer Färbung zu erkennen. Die Basalkornzone, d.h. der äusserste apikale Zellabschnitt, worin die Basalkörner eingebettet sind und der etwa  $2-3\ \mu$  breit ist, bleibt immer ungefärbt. Offenbar wird der Farbstoff augenblicklich weiter in die Zelle transportiert. Dieser Farbstofftransport muss sehr rasch vor sich gehen, da man sonst eine zarte diffuse Anfärbung wahrnehmen müsste, was jedoch nicht der Fall ist. Dieser rasche Transport ist mit osmotischer Diffusion nicht oder sehr schwer zu erklären. Wir müssen daher bei den Darmzellen von *Amphioxus* einen bis jetzt noch nicht analysierten Faktor annehmen, der die gelösten Stoffe, i.e. den Farbstoff, in der Zelle „aufsammelt“ und der an das Leben der Zelle gebunden ist, denn wenn die Zellen absterben, färbt sich auch diese Zone diffus.

Der eingedrungene Farbstoff färbt im Anfang das apikale Drittel mit den reifen Sekretgranula deutlich diffus rot-violett. Die Sekretgranula haben immer denselben Farbton wie das umringende Plasma. Eine Konzentrierung der metachromatischen Farbe in den Granula findet also nicht statt (Abb. 1b).

Nach etwa 20–30 Minuten färbt sich das weitere Plasma blau, ausgenommen die Lipochondrien, die sich tief violett färben. (Abb. 1a). Die Tochtergranula färben sich dagegen gar nicht. Da sie sich mit Osmiumsäure nicht bräunen, enthalten sie keine Fette, bzw. Lipide.

Manchmal hab ich um die Tochtergranula einen gefärbten Ring gesehen, der nicht immer geschlossen war (Abb. 2). Manchmal was dieser Ring recht schmal und dünn, manchmal

schien er schmal und breit, wie der Ring von Saturnus, manchmal breit und flach. Da NASSONOV (1925) beim Excretionsapparat von *Dogielella sphaerii* einen solchen ringförmigen „Golgiapparat“ fand, und da SOKOLOV (1926) bei der Spermiogenese von *Obisium muscorum* und *Chelanops cyrneus* ähnliche Gebilde im Leben sah, und sie mit Osmiumtetroxyd impregnieren und als Golgisubstanz identifizieren konnte, versuchte ich ebenfalls sie mit Osmiumsäure während längerer Zeit (bis zu 10 Tagen) zu impregnieren. Zwar ergaben manche Präparate, die nach Fixierung nach CHAMPY 7–10 Tage bei 37° nachosmiert wurden, ähnliche Bilder, doch war die Fixierung nicht gut genug gelungen um die sich ergebenden Bilder einwandfrei als Golgisubstanz zu identifizieren, da Fixierungsartefakte sehr oft in dieser Form auftreten können. Eine netzförmige Golgisubstanz ist jedenfalls nicht vorhanden.



Abb. 2. Tochtergranula mit verschiedenen Farbstoffringen. Neutralrot, halb schematisch.

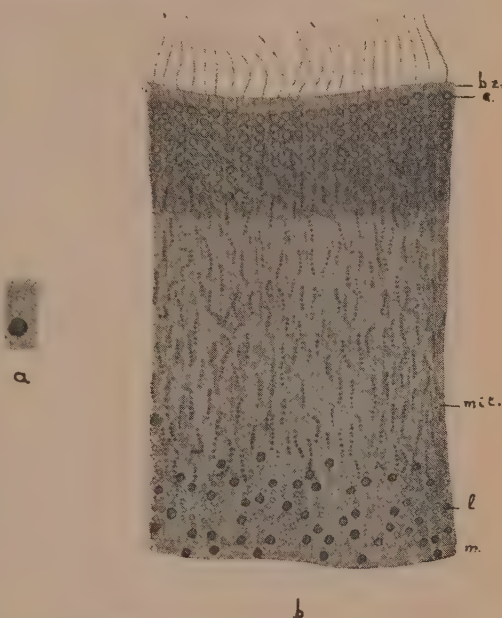


Abb. 1. Darmzellen mit Toluidinblau vital gefärbt. a. Lipochondrium mit Tochtergranula. Vergr. etwa 2500  $\times$ . b. Darmzellen. bz. Basalkornzone, mit.: Mitochondrien (ungefärbt!), l. Lipochondrien, m. Muskel- und Bindegewebeschicht. Vergr. 1000  $\times$ .

Mit Nilblausulfat färben sich die Sekretgranula und die Lipochondrien tiefblau (die letztgenannten mit einem Stich ins Rötliche), was nach LORRAIN SMITH (1907) mit grosser Wahrscheinlichkeit auf Fettsäure schliessen lässt. Da nur die Lipochondrien sich mit Osmiumsäure bräunen lassen, enthalten nur diese ausser der Fettsäure, noch Fette, bzw. Lipoide.



Die Färbungsverhältnisse mit basischen Farbstoffen entsprechen also völlig der Vitalfärbungstheorie von E. NIRENSTEIN (1920). Denn dieser Forscher hat vor allem darauf hingewiesen, dass Öle und Fettlösungsmittel nur die Farbbase aufnehmen, während die wässrige Phase überwiegend Farbsalze enthält. Bei Toluidinblau, wie bei Nilblausulfat, ist die Farbbase rötlich, das Farbsalz blau. RIES und seine Mitarbeiter (siehe RIES 1935, S. 21; RIES und SCHÖLZEL, 1934; RIES und v. WEEL, 1934) haben bewiesen, dass die Lipochondrien ausser Fetten und Lipoiden, wahrscheinlich auch Fettsäuren enthalten, während v. MÖLLENDORFF (1918, 1920) die Möglichkeit eines Fettsäuregehaltes der vitalfärbbaren Granula zugibt, und zwar sollen sie nach ihm „eine saure, wässrige, kolloidale Eiweisslösung enthalten, mit der die Farbbase ausflockt“. Dies trifft offenbar für die Sekretgranula zu, denn diese enthalten keine Fette, bzw. Lipide, dagegen höchstwahrscheinlich Fettsäuren.

Eine pH-Bestimmung mit Hilfe von Neutralrot ist m.E. auch hier nicht möglich. Zwar sind die Sekretgranula und Lipochondrien mehr orange-rot, das Grundplasma mehr kirschrot, doch auch Neutralrot hat zwei Farbnuancen: die Farbbase ist gelb, das Farbsalz rot. Auch bei den Sekretgranula ist eine einigermaßen zuverlässige pH-Bestimmung ausgeschlossen, da sich der Farbton mit der Ausflockung ändert. Die diffuse Plasmadurchtränkung spricht ebenfalls gegen eine pH-Bestimmung. Nach dem Farbton müsste der pH niedriger sein als in den Granula, das Plasma müsste also saurer sein. Doch könnte dann keine Anfärbung zustande kommen, denn der basische Farbstoff müsste von der sauren Phase festgehalten werden. Nur wenn der Säuregrad des Plasmas zu hoch ist, erfolgt eine Diffusfärbung des Plasmas, jedoch ohne Elektivfärbung („In Übereinstimmung mit diesen Vorstellungen konnte ALEXANDROW (1933) feststellen, dass die vitale Diffusfärbung, die bei Sauerstoffmangel und der dabei erfolgenden Herabsetzung des oxydo-reduktiven Potentials eintritt, wahrscheinlich verbunden ist mit einer Erhöhung der Wasserstoffionenkonzentration“. Zit. nach RIES und v. WEEL). Diese pH-Erniedrigung des Plasmas tritt anscheinend ziemlich regelmässig bei der Mündungsstelle des Coecums in den Magen auf. Zwar sind die Lipochondrien immer sauer, denn sie färben sich auch hier elektiv, doch die Sekretgranula haben die Farbe des Farbsalzes.



Welche Rolle der niedrige pH hier spielt, ist noch unbekannt.

Öfters färbt sich das basale Plasma ganz schwach diffus oder gar nicht. Vor allem PARAT zog aus dem Farblosbleiben des Grundplasmas (was sehr oft vorkommt) den Schluss, dass der Farbstoff zu seiner Leukoverbindung reduziert wird, um sekundär in den Vakuolen (bzw. Granula) als Oxydationszentren wieder oxydiert zu werden. RIES hat bewiesen, dass dies sicher nicht allgemein der Fall ist, und auch hier wird mehr als  $\frac{2}{3}$  der Zelle diffus durchtränkt. Bezüglich des Farblosbleibens des basalen Plasmas ist m.E. nicht nur an eine starke Speicherung des Farbstoffs in den Lipochondrien allein zu denken, denn auch beim excessiven Farbstoffangebot bleibt diese Plasmazone oft fast, bzw. ganz ungefärbt. Vielleicht kann hier das Konzentrationsgefälle mit dem zarten Bindegewebe, den glatten Muskeln und den Blutgefässen so gross sein, dass ein sehr schneller Transport gelöster Stoffen (in diesem Falle Farbstoff) nach dem umliegenden Gewebe und den Blutgefässen stattfindet, wodurch die Farbstoffkonzentration im basalen Plasma sehr niedrig bleibt (Fettverdauungsversuche ergaben, dass höchswahrscheinlich eben in dieser Zone das phagocytierte Fett in seine Komponenten: Fettsäure und Glycerin, gespalten wird).

Meistens geht die Vitalfärbung sehr viel schneller und leichter vor sich bei den Resorptionszellen. Das Bild bleibt dabei dasselbe, nur sind die Sekretgranula ausgestossen, während die Tochtergranula der Lipochondrien allmählich apikalwärts rücken. Diese letzteren bleiben ungefärbt, bis sie etwa die Mitte der Zelle erreicht haben. Ganz zart violett werden sie jetzt gefärbt (der violette Plasmabezirk, der in der Stapelzelle etwa das apikale Drittel einnimmt, breitet sich in der Resorptionszelle bis etwa zur Mitte der Zelle aus). In diesem Stadium fangen auch die Mitochondrien an sich vital zu färben, und zwar in der Farbe der Farbbase. Dies deutet auf einen Fett- oder Fettsäuregehalt, den sie in der Stapelzelle offenbar nicht besitzen. Jedoch ergaben auch hier die histologischen Präparate (Osmiumimpregnierung) keinen einwandfreien Aufschluss. Dass die Mitochondrien in der Zelle bei den verschiedenen Stoffwechselprozessen während der Restitution des Sekretmaterials ihren Stoffgehalt ändern können, hat RIES bei der Pankreaszelle der weissen Maus nachgewiesen. In der 2.-5ten Stunde der Restitutionsphase treten in ihnen osmiophile und vital färbbare, also wahrscheinlich lipoidreiche Granula auf

(s.g. „Perlen“), und er schliesst: „ . . . dass in allen Fällen von Färbbarkeit der Mitochondrien mit Dahlia, Gentianaviolett, Methylenblau und allen anderen basischen Vitalfarben ausser Janusgrün und Janusschwarz besondere Funktionsstadien vorgelegen haben, die dem besonderen Zustande der Pankreasmitochondrien während der Perlenbildung entsprechen“. (RIES, 1935).

Aus seinen Modellversuchen, die er zum Vergleich und Deutung seiner Paramaccienvitalfärbung durchführte, hat NIRENSTEIN überzeugend die grosse Bedeutung der lipoiden Phase, bzw. einer Fettsubstanz (kombiniert mit Fettsäuren) als Lösungsmittel der basischen Farbstoffe dargelegt und schliesst, dass das Plasma neben Eiweiss-, aus lipoid- und fettsäurereichen Substanzen besteht. Hiermit erklärt er, dass die Zellen sich nicht gegen basische Farbstoffe „schützen“ können, dass diese also immer ungehindert in die Zelle einzudringen vermögen. Dass dies jedoch nicht immer der Fall ist, zeigen die Coecum- und Darmzellen von *Amphioxus* sehr deutlich. Erstens dringt die Farbe auffallend schwer in die langen Zellen ein, am schwersten und langsamsten, wie gesagt, in die Stapelzellen, während die Resorptionszellen schneller vital gefärbt werden. Zweitens kommt es häufig vor, dass sich nur 20–30 Zellen färben, während die benachbarten Zellen, auch wenn sie im selben Stadium sind wie die erstgenannten, gar keinen oder sehr wenig Farbstoff aufnehmen. Hieraus kann man schliessen, dass die lebende Darmzelle (denn beim Absterben färben sich alle Zellen gleich diffus) auch das Eindringen basischer Farbstoffe regulieren kann, und damit, dass das Plasma jedenfalls kein homogenes lipoid- und fettsäurereiches System ist. Da die Basalkornzone immer ungefärbt bleibt, liegt es vor der Hand, diese Zone als den regulierenden Bezirk zu betrachten, um so mehr, da, wenn die Farbe in die Zelle gedrungen ist, immer die ganze Zelle gefärbt wird. Die Regulierung steht höchstwahrscheinlich unter dem Einfluss des ganzen Organismus, denn die Darmzellen eines Hungertieres nehmen im allgemeinen viel schneller Farbstoff auf als die eines frisch gefangenen. Welcher der Einfluss ist (z.B. von nervöser Art, Verbrauch verschiedener Stoffwechselsubstanzen, usw.), ist nicht bekannt.

Die Mitochondrien erscheinen als sehr kleine, lichtbrechende Granula, die in Form von kurzen „Perlenketten“ regellos im

Plasma verteilt liegen, jedoch meistens in der Längsrichtung der Zelle (Abb. 1b). Mit Janusgrün B färben sie sich zart grün. Andere Zelleinschlüsse (Lipochondrien, Tochtergranula, Sekretgranula, Kern) werden nicht gefärbt. Bei Sauerstoffnot verlässt der Farbstoff die Mitochondrien und er wird im Plasma zu Diäthylsafranin reduziert. Das ganze Plasma ist dann rötlich gefärbt, ohne dass besondere Zellstrukturen auffallend gefärbt sind. Nur beim Absterben der Zelle glaube ich manchmal eine histologische Färbung des Kerns gesehen zu haben (Ähnliches fanden RIES und SCHÖLZEL bei den Ektodermzellen von *Gastroblasta* und RIES bei der Pankreaszelle der weissen Maus).

#### b. Der Kiemenkorb.

Im Kiemendarm kann man verschiedene Zellarten unterscheiden. Die Zellen der Epi- und Hypobranchialrinne sind denen des Darmes in so weit ähnlich, dass sie secernieren (Schleim), aber nicht resorbieren, bzw. phagocytieren. Die Hypobranchialrinne ist bekanntlich in 5 Bezirke eingeteilt, die jedoch alle Schleim abscheiden können, obgleich die zwei medio-lateralen Teile am meisten produzieren. Ich kann mithin die Befunde von FRANZ (1927) bestätigen.

Auch die am Ende der Kiemenzungen gelegenen Zellen sind lang, haben kräftige Zilien, secernieren jedoch nicht. Lateral liegen flache Zellen, die öfters Pigmentkörner enthalten. Dann folgen weniger flache Zellen, die das Atmungsepithel bilden, mit langen, kräftigen Zilien, während man anschliessend, also an den Atriumraum grenzend, ein Kubusepithel mit sehr vielen Pigmentkörnern antrifft (für eine eingehendere Beschreibung siehe LANGERHANS 1876, FRANZ 1927, u.a.). Zwischen Epithel und Skelettspangen und Blutgefässen ist der Raum mit vielen länglichen Zellen ausgefüllt (Abb. 3a). Alle Zellen färben sich rasch, auch die Zellen der Epi- und Hypobranchialrinne. Letztgenannte enthalten, wie die Darmzellen, ihre Lipochondrien basal, während in den anderen Zelltypen die Lipochondrien meistens apikal, bzw. regellos im Plasma verteilt liegen. Die Plasmadiffusfärbung ist bei den Zellen der Kiemenspalten, und besonders beim Atmungsepithel, sehr stark. Eine ausgeprägte ungefärbte Basalkornzone ist nicht zu sehen, die Diffusfärbung (meistens ist die Zelle egal blau, nur die Zellen am Anfang und Ende der Kiemenspalten haben öfters eine apikale, metachromatisch gefärbte Zone) fängt direkt an. (Es ist auffallend, dass

Toluidinblau sehr viel rascher eindringt als Neutralrot und Methylenblau).

Die Zellen des Kiemenkorbbepithels haben offenbar nicht die Fähigkeit, welche bei *Amphioxus* anscheinend nur die Darmzellen besitzen, den Eintritt der basischen Farbstoffen auszuschalten.

Die Pigmentkörner in den verschiedenen Zellen entstehen wahrscheinlich aus den Lipochondrien, bzw. ihren Tochtergranula. Bei verschiedenen „leeren“ Zellen habe ich wenigstens in



Abb. 3. a. Halbschematischer Querschnitt durch ein Kiemenseptum. Vergr. 300  $\times$ . b. Verschiedene Stadien der Entstehung der Pigmentgranula.

Vergr. 1500  $\times$ .

den Lipochondrien äusserst kleine, unregelmässige, dunkle Körnchen beobachtet, andere können schon fast von diesen, anscheinend „ausgewachsenen“ Körnchen ausgefüllt sein, während die fertigen Pigmentkörner keine Spur von Lipochondrien, aus denen sie entstanden sind, erkennen lassen (Abb. 3b). (Ähnliches haben RIES und SCHÖLZEL bei *Gastroblasta* beschrieben). Während die Vitalfärbbarkeit der Lipochondrien maximal ist, nimmt sie allmählich mit dem Entstehen der Pigmentgranula ab um völlig aufzuhören, wenn diese, offenbar auf Kosten des Lipochondriums, ganz ausgewachsen sind. Sie liegen dann als dunkelbraune, öfters zackige Körner im diffusgefärbten Plasma.

Beim excessieven Farbstoffangebot lösen sich öfters Atmungsepithelzellen ab, werden kugelförmig und werden von ihren lebhaft schlagenden Zilien fortgetrieben. Dies geschieht auch, wenn das Gewebe schon längerer Zeit vom Organismus abgelöst ist, ist also als eine Degenerationserscheinung zu betrachten.

Die Mitochondrien der Zellen des Kiemenkorbbepithels sind mit Janusgrün sehr schwer vital zu färben, da schon bald wegen Atemnot das Janusgrün zu Diäthylsafranin reduziert wird. Die ganze Zelle ist dann diffus rötlich gefärbt. Solang sie lebt, ist kein Zellorganell besonders deutlich tingiert. Erst beim Tode



sieht man, dass der Kern schwach „histologisch“ gefärbt ist (ein sicheres Zeichen für das Absterben, denn beim Leben färbt der Kern sich nie).

#### c. Die Excretionsorgane.

Bekanntlich gibt es zwei Arten von Excretionsorganen: erstens die Protonephridien (Kanälchen von WEISS-BOVERI) und zweitens die länglichen Zellwülste, die in das Atrium ragen. (Ob diese letzteren wirklich Excretionsorgane sind, ist noch zweifelhaft. Sie enthalten sicher Pigmentkörnchen, die von verschiedenen Untersuchern als Excrete aufgefasst wurden. Andererseits enthalten diese Zellen apikal schon Fettröpfchen, wenn die Tiere sich eine Stunde in einer verdünnten Milchaufschwemmung befunden haben, während nach 2–3 Stunden die Fettröpfchen durch das ganze Plasma verteilt liegen. Auch wenn die Tiere einige Stunden in einer Tuscheaufschwemmung sind, kann man Tuschepartikel in den Zellen, nebst grünen und braunen Einschlüssen, die man immer antrifft, beobachten. Da Tusche fast oder gar nicht von den Darmzellen aufgenommen wird, ist es unwahrscheinlich, dass die Partikel z.B. durch Blutkörperchen aufgenommen und in den Zellen deponiert werden. Zwar kann Tusche in Lösung gehen, wie z.B. KRIJESMAN (1925) nachgewiesen hat, und in gelöster Form in die Zelle eindringen und hier in Form kleiner Körnchen konzentriert werden, doch ist dies nicht sehr wahrscheinlich, jedenfalls nicht für alle Körnchen, denn es gibt mehrere, die ausgesprochen eckig sind. Auch die Fettverteilung nach Fettfütterung in den Zellen widerspricht wahrscheinlich der Auffassung, dass das Fett hier wieder aufgebaut wird, denn dann würde es eher basal als apikal in den Zellen entstehen. Es bleibt also die Möglichkeit offen, was jedoch noch nicht bewiesen ist (weitere Versuchserien werden noch von mir bearbeitet), dass diese s.g. Excretionsorgane Stoffe aus dem Atrium aufnehmen, bzw. zu phagocytieren vermögen, also keine Excretionsorgane sind).

Die Zellen der Nierenkanälchen werden diffus durchtränkt. Basal ist das Plasma etwas dunkler gefärbt als apikal. Ausser den Lipochondrien, die basal liegen und sich sehr stark metachromatisch färben, werden keine anderen Zellorganellen gefärbt. Sie schnüren winzig kleine Tochtergranula ab, die ungefärbt bleiben und apikalwärts immer grösser werden (Abb. 4a, b). Ein Ausstossen dieser Granula habe ich nicht beobachten



können. Doch kommt dies wahrscheinlich vor, denn eine grosse apikale Anhäufung ist nie zu sehen. Excretionsmaterial in fester Form (z. B. Klumpen usw.) fehlt in den Zellen vollkommen. Ob die Tochtergranula (die öfters zu kleinen Vakuolen auswachsen können) die Excretionsprodukte enthalten, ist nicht sicher, aber wahrscheinlich, denn eben in diesen Kanälchen

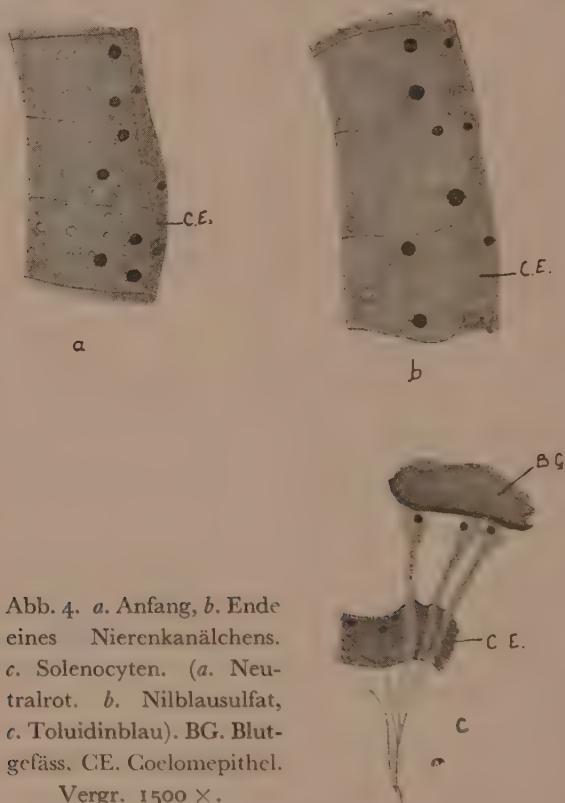


Abb. 4. *a.* Anfang, *b.* Ende eines Nierenkanälchens. *c.* Solenocyten. (*a.* Neutralrot. *b.* Nilblausulfat, *c.* Toluidinblau). BG. Blutgefäss. CE. Coelomepithel.

Vergr. 1500  $\times$ .

soll die Excretion s. s. stattfinden, denn bis jetzt ist bekannt, dass die Solenocyten nur Wasser aufnehmen und weiter transportieren (WILLEM, 1917). Doch ist es auch sehr gut möglich, dass neben der Excretion mit den Tochtergranula Excrete in anderer Form die Zelle passieren. Dies ist um so wahrscheinlicher, als ich im Plasma öfters kleinste Granula bemerkte, die offenbar neu entstanden waren. Ein Unterschied zwischen diesen und den kleinsten Tochtergranula war nicht zu finden:

beide sind äusserst kleine, lichtbrechende Punkte, die sich vital nicht färben lassen, beide wachsen aus zu grösseren Granula, bzw. Vakuolen, die während des Wachstums apikalwärts ziehen und schliesslich verschwinden (Abb. 4a, b). Auch die Solenocyten lassen sich vital diffus färben. Sie enthalten 1–2 kleine, elektiv vitalfärbbare Granula, die sich mit Osmiumsäure bräunen, sich mit Sudan III post-vital rötlich und mit Nilblausulfat blau färben (Abb. 4c). Sie haben also höchstwahrscheinlich Lipoid und Fettsäuregehalt, sind mithin mit RIES' Lipochondrien identisch. Andere Zelleinschlüsse, z. B. Mitochondrien, wurden nie gefärbt (auch nicht mit Janusgrün).

Die s. g. Excretionsorgane stellen längliche Zellwülste da, die ins Atrium ragen. Sie bestehen aus zwei Zellarten: sehr schmalen Zellen, und kolbenartigen Zellen. Diese letzteren enthalten ausser den „Excretischollen“ und grünen und gelbgrünen, nicht scharf konturierten, ohne Zweifel paraplasmatischen Einschlüssen, noch ziemlich viel kleine Vakuolen

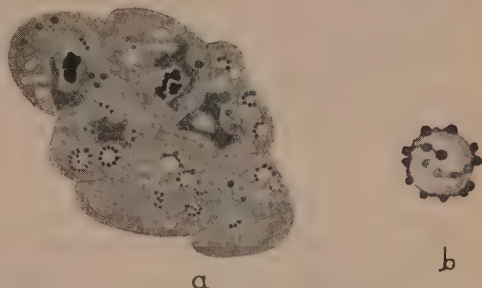


Abb. 5. a. s. g. Excretionsorgan. Toluidinblau. Vergr. 1200  $\times$ . b. Granulum mit Farbstoffkörnchen.

(Abb. 5a). Mit Toluidinblau wird das Grundplasma diffus zartblau gefärbt. Ausser den Schollen färben sich zahlreiche Körnchen und Granula teils metachromatisch (nämlich die Körnchen, die an die Vakuolen grenzen), teils tiefblau, während manche „nackt“ im Plasma liegenden Granula auch tief violett gefärbt sind. Genauere Beobachtung lehrt, dass auf der Grenze: Vakuole-Plasma anscheinend in einer äusserst zarten Hülle die metachromatischen Körnchen entstehen, während die Vakuole meistens ungefärbt bleibt (Abb. 5b). Offenbar flockt der Farbstoff hier aus, was auf einen sauren Vakuoleninhalt hindeutet.

#### VITALFÄRBUNG MIT SAUREN FARBSTOFFEN.

Die sauren Farbstoffe: Trypanblau, Lithiumkarmin und Pyrrolblau liefern übereinstimmende Ergebnisse. Sie bilden also

miteinander nach ihrem Verhalten eine Gruppe, ähnlich wie die verwendeten basischen Farbstoffe. Am zuverlässigsten färbt Trypanblau. Es wurde nur vital gefärbt, d. h. die Tiere verweilten 2–3 Tage in einer Lösung (Verdünnung etwa 1:100000), denn Supravitalfärbung gelang nie. Wie RIES und SCHÖLZEL bei *Zoobotryon* fanden, verträgt auch *Amphioxus* die basischen Farbstoffe besser als die sauren. Während Tiere in basischen Lösungen nach einer Woche noch kein anormales Verhalten zeigen, gehen solche in sauren Lösungen schon nach 5–6 Tage ein, während Wirbeltiere allgemein viel empfindlicher gegen basische Farbstoffe sind. VON MÖLLENDORFF (1920) vermutet, dass die sauren Farbstoffe vorwiegend vom Bindegewebe gespeichert werden, und nicht von lebenswichtigen Organen. Da bei *Amphioxus* alle Organsysteme praktisch der sauren Farbe, wie der basischen in gleicher Weise zugänglich sind, ist dieser Gegensatz verständlich (siehe für weiteres RIES und SCHÖLZEL 1934).

#### a. Der Darm.

Eine Diffusfärbung des Plasmas, wie bei basischen Farbstoffen, tritt nur selten auf. Nur mit Lithiumkarmin war öfters eine zart rote Diffusfärbung zu erzielen. Auch eine Neuentstehung gefärbter Granula, die mit sauren Farbstoffen bei Wirbeltieren öfters auftritt, ist nicht wahrzunehmen. Die Lipochondrien färben sich tiefblau, während dann und wann eins der Sekretgranula schwach blau mitgefärbt wird. Im allgemeinen aber nehmen diese Granula, ebensowenig wie die Tochtergranula, Farbstoff auf. (Eine starke Farbstoffkonzentration (1 : 100–1 : 500) bewirkt grosse Veränderungen in den Zellen. Das Plasma wird dunkel, die Schaumstruktur sehr grob und die Zellen stossen ihre Zilien ab. Das Ganze hat ein abnormales Aussehen. Tiere, die gleich lang in derselben Lösung verblieben, erholten sich nicht mehr, wenn sie in reines Seewasser zurückgebracht wurden.)

#### b. Der Kiemenkorb.

Die Zellen der Epi- und Hypobranchialrinne haben dasselbe Aussehen wie die Darmzellen. Auch hier sind nur basal die Lipochondrien gefärbt, während das Plasma ungefärbt erscheint. Die verschiedenen Zellarten der Kiemenspalten verhalten sich jedoch verschieden. Die „apikalen“, d. h. also ins Kiemendarm-

lumen ragenden Zellen färben sich gar nicht. Auch die Lipochondrien nehmen keinen Farbstoff auf. Das Atmungsepithel färbt sich schwach diffus, während die Lipochondrien, die hier am meisten apikal liegen, sich tiefblau vom Plasma abheben. Die Zellen, die Pigmentgranula enthalten, zeigen keine Diffusfärbung. Die Granula, die noch innerhalb der Lipochondrien sind, färben sich schwach, während sich die ausgewachsenen Pigmentkörner am besten färben. Die Lipochondrien selbst erscheinen ungefärbt, bzw. sehr schwach gefärbt. Wahrscheinlich sind die Pigmentkörner also basischer Natur.

Mit sauren Farbstoffen kann man im Kiemendarm also verschiedene Zell-, bzw. Epithelarten, unterscheiden. (Ähnliches fanden RIES und SCHÖLZEL bei *Zoobotryon*: Mit Pyrrolblau fanden sich Blaufärbungen im Kaumagen, Magenblindsack, Enddarm und im Kragene epithel, bei Knospen war Blaufärbung nur in der Kuppe festzustellen (Diffusfärbung), im Stolo nur in den Epithelzellen der Sprossspitzen (Granulafärbung). Weiter wurde der Kot stark angefärbt.)

#### c. Excretionsorgane.

Die Zellen der Nierenkanälchen wurden mit Lithiumkarmin diffus rot gefärbt, während basal die Lipochondrien, wie die neu-entstehenden Granula tief rot sind. Die Solenocyten sind dagegen ungefärbt oder ganz schwach rosa. Nur die Lipochondrien sind deutlich rötlich. Da die sauren Farbstoffe nicht lipoidlöslich sind, bedeutet dies, dass auch die Solenocyten im Stande sind ausser Wasser noch gelöste Stoffe aus dem Blut aufzunehmen und weiter zu befördern. Das heisst, dass die Einschränkung WILLEMS (1917), nämlich dass die Solenocyten nur Wasser aufnehmen und weiter befördern, während die Nierenkanälchenzellen eigentlich excretiv tätig sind, jedenfalls für *Amphioxus* nicht stimmt, da die Solenocyten offenbar im Stande sind auch gewissermassen (z. B. Fremdstoffen gegenüber) excretiv tätig zu sein. Ob dieses Verhalten der Solenocyten von *Amphioxus* allgemein vorkommt, steht noch nicht fest. Dafür müssen erst eingehende Untersuchungen über eine ganze Reihe verschiedener Tiere angestellt werden.

Von den Zellwülsten färben sich meistens nur die Einschlüsse und die Granula, während Diffusfärbung des Plasmas nicht selten ist. Auch hier bleiben die Vakuolen ungefärbt, werden bzw. nur sehr leicht tingiert.



## VITALFÄRBUNG MIT LEUKOMETHYLENBLAU.

Nach den Befunden von RIES und seinen Mitarbeitern ist die Frage nach besonderen Oxydations- und Reduktionsorten (bzw. Oxydo-Redukaseträgern) nur an lebenden, völlig intakten Zellen zu entscheiden, denn in fixierten Zellen können „ursprünglich diffus im Plasma vorhandene Fermente an Fixierungsartefakte, wie etwa Ergastoplasma, gebunden auftreten und so besondere Zentren für Oxydo-Reduktionsvorgänge bzw. besondere Oxydo-Redukaseträger vortäuschen“ (RIES und v. WEEL, 1934). RIES stellte bei der Pankreaszelle der weissen Maus fest, dass die Rongalitweissreaktion bei vitaler Anwendung des Leukomethylenblaus diffus vom Grundplasma, und postvital diffus vom Grundplasma und den Nukleolen des Kerns gegeben wird. Nach Fixierung (nach der Technik von HIRSCH und BUCHMANN, 1930) ist die Anfärbung überwiegend an das Ergastoplasma und an die Nukleolen gebunden. Die Ergastoplasma-fibrillen sind jedoch typische, nur bei Fixierung mit stark eiweiss-fällenden und lipoidlösenden Fixierungsmitteln auftretende Fixierungsartefakte, sind daher keine spezifischen Oxydo-Redukaseträger. Auch bei den verschiedenen Zellen des Geschlechtsapparates der weiblichen Kleiderlaus haben RIES und v. WEEL (1934) keine besondere Oxydo-Redukaseträger gefunden.

Das Plasma der Zellen des Darmes färbt sich zunächst diffus, ohne dass spezielle Zellstrukturen bevorzugt sind. In sauerstoffreichem Wasser verschwindet diese Diffusfärbung allmählich um in die Granulafärbung (siehe Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen) überzugehen. Während bei Vitalfärbung mit Methylenblau die Granulafärbung im Vordergrund steht, ist hier die Diffusfärbung die Hauptsache.

Dasselbe geschieht bei den verschiedenen anderen Zellarten (Kiemenkorbepithel, Excretionsapparate). Dieses Verhalten zeigt, dass die Oxydation des Leukomethylenblaus nicht an besondere Strukturen in der Zelle gebunden ist, sondern diffus am Plasma vorkommt. Weiter „lässt (sich) der Vorgang die Speicherung des zunächst im Plasma diffus angereicherten Farbstoffs durch die Lipochondrien deutlicher als bei der Methylenblaufärbung erkennen, weil die der Granulafärbung auch hier vorausgehende Diffusfärbung sehr viel stärker wird“ (RIES und SCHÖLZEL, 1934).



## ZUSAMMENFASSUNG.

1. Basische Farbstoffe (Toluidinblau, Neutralrot, Methylenblau, Nilblausulfat) färben in allen Zellen präformierte, teils paraplasmatISChe Granula und Einschlüsse. Die Lipochondrien, die nicht paraplasmatischer Natur sind, haben in polarisierten Zellen eine überwiegend bestimmte Orientierung, während sie, z.B. in den pigmenthaltenden Zellen der Kiemenspalten, im ganzen Plasma verteilt liegen.

2. Die Darmzellen färben sich im allgemeinen sehr schwer, während die Färbungsbereitschaft verschieden ist, nämlich: A. je nach dem Ernährungszustand, B. je nach dem Arbeitsstadium, C. je nach der Aufnahmebereitschaft der Zellen selbst. Wahrscheinlich reguliert die Basalkornzone die Aufnahme der verschiedenen Stoffe. Die Darmzellen vermögen also das Eindringen basischer Farbstoffe zu wehren. Die anderen untersuchten Zellarten vermögen dies nicht.

3. Mit Janusgrün B färben sich die Mitochondrien in geringerem oder höherem Masse. Sie liegen als kleine Granulaketten in der Zelle regellos verteilt, in polarisierten Zellen jedoch meistens in der Längsachse. In den Solenocyten sind Mitochondrien vital nicht aufzufinden.

4. Mit sauren Farbstoffen werden nur vorhandene Zeileinschlüsse gefärbt. Neuentstehung gefärbter Granula findet nicht statt. In den Darmzellen werden allgemein nur die Lipochondrien tingiert. Die Zellen des Kiemenkorbs verhalten sich sauren Farbstoffen gegenüber nicht alle gleich. Die Anfärbung der Lipochondrien (und manchmal die diffuse Plasmadurchtränkung) der Solenocyten lässt vermuten, dass diese im Stande sind ausser Wasser auch gelöste Stoffe aufzunehmen und weiterzubefördern. Sie würden dann auch excretionsfähig sein.

5. Die Leukomethylenblauoxydation erscheint zuerst diffus im Grundplasma (diffuse Bläuung). Spezielle Oxydo-Redukaseträger sind also nicht vorhanden. Sekundär wird das Methylenblau von den Lipochondrien gespeichert.

## LITERATUR

- DELAGE-HÉROUARD (1898): *Traité de Zoologie concrète*. VIII Les Procordés.
- DOUGLAS, H., E. S. DUTHIE and J. BRONTË GATENBY (1933): Further investigation of the reaction of certain cells to neutral red solutions. *Z. Wiss. Zool.*, **144**.
- FRANZ, V. (1927): Morphologie der Akranier. *Z. f. d. ges. Anat. Abt. III. Ergebn. d. Anat. u. Entw. gesch.* **27**.
- HIRSCH, G. C. (1931): Die wechselnde Permeabilität der Pankreaszelle als limitierender Faktor der vitalen Neutralrotfärbung. *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **14**.
- u. W. BUCHMANN (1930): Beiträge zur Analyse der Rongalit-weissreaktion. Nachweis eines intrazellulären Oxydo-Redukase L. M. *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **11**.
- HÖBER, R. (1922): *Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe*. 5 Aufl. Leipzig.
- KEDROWSKY, B. (1931): Speicherungsstudien an der Bindegewebszelle der weissen Maus. I. Speicherung von negativ geladenen Farbstoffen. *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **17**.
- (1933): id. II. Speicherung und Abbau des Hämoglobins. *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **17**.
- KRIJGSMAN, B. J. (1925): Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei *Helix pomatia*. *Z. vergl. Phys.* **2**.
- LANGERHANS, P. (1876): Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. *Arch. mikr. Anat.* **12**.
- LEPPER, L. (1925): Vitalfärbungsversuche an überlebenden Bindegewebszellen. *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **2**.
- MALJATZKAJA, M. J. (1933): Über die Speichervorgänge von Vitalfarbstoffen in der Darmwand. *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **18**.
- MÖLLENDORFF, W. v. (1918): Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. *Arch. mikr. Anat.* **90**.
- (1918): Die Bedeutung von sauren Kolloiden und Lipoiden für die vitale Farbstoffbindung in den Zellen. *Arch. mikr. Anat.* **90**.
- (1920): Vitale Färbungen an tierischen Zellen. *Ergebn. Phys.* **18**.
- NASSONOV, D. (1925): Zur Frage über den Bau und die Bedeutung des lipoiden Excretionsapparates bei Protozoa. *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **2**.
- (1926): Die physiologische Bedeutung des Golgi-Apparates im Lichte der Vitalfärbungsmethode. *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **3**.
- NIRENSTEIN, E. (1920): Über das Wesen der Vitalfärbung. *Pflüg. Arch.* **179**.
- PIETSCHMANN, V. (1934): *Acrania*. *Kükenthals Handb. d. Zool.* **6**.
- RIES, E. (1935): Zur Histophysiologie des Pankreas der weissen Maus nach Lebendbeobachtung, Vitalfärbung und Stufenuntersuchung. *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **22**.
- (In Druck): Fütterungsversuche bei *Zoobotryon* (Bryozoa).
- und G. SCHÖLZEL (1934): Beiträge zu Problemen der vitalen Färbung. I: Cytologische und cytophysiologische Ergebnisse von Vitalfärbungen an *Zoobotryon* (Bryozoa) und *Gastroblasta* (Hydromedusa). *Z. Zellf. u. mikr. Anat.* **20**.
- und P. B. v. WEEL (1934): Die Eibildung der Kleiderlaus, unter-

- sucht an lebenden, vital gefärbten und fixierten Präparaten. Z. Zellf. u. mikr. Anat. **20**.
- SCHLOTTKE, E. (1926): Vitalfärbungen an einem marinen Hydroidpolypen (*Coryne pusilla* Ep.). Z. f. mikr. anat. Forsch. **32**.
- SMITH, LORRAIN (1907): On the simultaneous staining of neutral fat and fatty acids by oxazines dyes. Journ. Path. and Bact. **12**.
- SOKOLOW, I. (1926): Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. Z. Zellf. u. mikr. Anat. **3**.
- WASSILJEFF, A. (1925): Zur Resorption einiger Vitalfarbstoffe durch den Froschdarm. Z. Zellf. u. mikr. Anat. **2**.
- WILLEM, V. (1917): Le mécanisme de la filtration dans les solénosomes des néphridies. Arch. Néerl. Phys. etc. **2**.
-

# NEUE BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DES ICHTHYOPH- THIRIUS MULTIFILIIS FOUQUET

VON

A. L. BUSCHKIEL.

## EINLEITUNG.

Die Feststellung, dass das parasitische Infusor *Ichthyophthirius multifiliis* nicht nur in Europa und Nordamerika vorkommt, sondern vermutlich als kosmopolitisch, wenn nicht als ubiquitär anzusehen ist und in den Tropen eine stark schädigende Rolle zu spielen vermag, veranlasste mich, meine früheren Untersuchungen über diesen Fischfeind wieder aufzunehmen. Diesmal sollten jedoch nicht die an sich so interessanten zytologischen Probleme, welche dieser Parasit zu lösen aufgibt, weiter geklärt werden, sondern ich stellte mir zur Aufgabe die Epidemiologie der Ichthyophthiriose zu untersuchen.

Kaum ein anderer Fischparasit ist derart häufig Gegenstand der Beobachtung gewesen wie *Ichthyophthirius multifiliis*. Ursache hierfür ist das Wesen der Ichthyophthiriose als einer ausgesprochenen Hälterungskrankheit; sie pflegt dort verheerend aufzutreten, wo Fische in verhältnismässig grosser Zahl auf engem Raume zusammengehalten werden. In der Regel ist dies bei Fischhändlern und in Aquarien der Fall, jedoch auch in intensiv betriebenen Teichwirtschaften, wie es in Amerika und Europa vor allem die Salmonidenzuchtanstalten, in geringerem Masse auch die Karpfenteichwirtschaften sind. In den Tropen und in Ostasien besteht auch Intensivzucht anderer Fischarten, sodass dort die Verhältnisse für eine Vermehrung des *Ichthyophthirius* besonders günstig sein können. Letzteres gilt auch von der auf Java, vor allem dem westlichen Teil der Insel, so verbreiteten Fischzucht in einer Unmenge von Kleinbetrieben, die mit einer äusserst starken Besetzung der Teiche zu arbeiten pflegen.

Dass die in dem Namen „*multifiliis*“ ausgedrückte Vermehrungsfähigkeit des *Ichthyophthirius* zur Verseuchung grösserer Gebiete führen kann, war zurzeit meiner in den Jahren 1909 und 1910 durchgeführten Untersuchungen noch unbekannt. Von Europa

ist bis heute noch kein Fall gemeldet worden, wo ganze Gegenden verseucht wurden, obgleich es längst bekannt ist, dass die Bestände grosser Fischzuchtanstalten, auch die von benachbarten oder miteinander in Handelsverkehr stehenden, sowie die Aquarien und Hälter von Züchtern und Liebhaber von Zierfischen, die Material austauschten, infiziert wurden. Weniger bekannt scheint es geworden zu sein, dass *Ichthyophthirius* nicht selten in den Hältern von Aalhändlern auftritt. In 1918 stellte ich dies in Niederland fest, während ich als praktischer Fischzüchter in den Jahren 1919 bis 1928 wiederholt Gelegenheit hatte, die weite Verbreitung von *Ichthyophthirius* in Salmonidenzuchtanstalten Deutschlands und der Niederlande kennen zu lernen. Im Jahre 1927 konnte ich einen Fall mitteilen, wo *Ichthyophthirius* in einer mehrere Kilometer langen Bachstrecke des südlichen Schwarzwaldes in verheerender Weise auftrat. Den Herd bildete freilich auch hier eine an diesem Bach befindliche Forellenzuchtanstalt.

Alle genannten Epidemien waren jedoch unbedeutend im Vergleich zu einem hauptsächlich durch *Ichthyophthirius* verursachten Fischsterben, das im Jahre 1932 in West- und Mitteljava auftrat. Der erste Herd dieser Seuche liess sich nicht ermitteln, wohl aber konnte festgestellt werden, dass die Krankheit besonders heftig in den Bezirken Tjiamis und Tasikmalaja an der Ostgrenze Westjavas wütete und wahrscheinlich von dort aus durch Fischhändler verbreitet worden ist. Besonders die Verbreitung in östlicher Richtung an den Rändern der von den Händlern vorzugsweise benutzten Hauptstrasse liess sich sehr deutlich verfolgen. Noch hinter Wonosobo in Mitteljava gelegene Bezirke wurden verseucht. Der Schaden liess sich nicht zuverlässig schätzen. Der Gesamtverlust dürfte jedoch über 10.000 hfl hinausgegangen sein und wurde von mancher Seite als vermutlich noch viel grösser bezeichnet.

Gerade in den vorgenannten Ausgangsbezirken der Seuche wird eine äusserst intensive Kleinteichwirtschaft von der Landbevölkerung betrieben. Verschiedene Fischarten mit untereinander abweichendem Futterbereich werden dort in den gleichen Teichen gezüchtet. Eine grosse Rolle spielt dabei der sich ziemlich ausschliesslich auf Pflanzengenuss beschränkende Cyprinide *Puntius javanicus* Bl., von der einheimischen Bevölkerung Tawes genannt. Diese Art erwies sich auch in einer Fischzuchtanstalt als recht anfällig für *Ichthyophthirius*, sobald die Teiche sehr



stark besetzt wurden. In kaum geringerem Masse wurden aber bei jener Seuche der Labyrinth *Helostoma temmincki* C. V., sundanesisch Tambakkan, javanisch Poni genannt, betroffen, ein vorzugsweiser Phytoplanktonfresser. Aber auch Karpfen (*Cyprinus carpio* L.), die dort in der Rasse des vorwiegend goldfarbig auftretenden Ikan mas (wörtlich „Goldfisch“) gezüchtet werden, und Guramis (*Osphronemus goramy* Lac.) wurden in grosser Zahl dahingerafft.

Die Ursache des ungewöhnlich heftigen Auftretens der Seuche war darin zu suchen, dass langandauernde Trockenheit zu einer starken Verknappung des Durchflusswassers der Teiche und zum Austrocknen mancher Wasserläufe geführt hatte. So konnte diese Krankheit, die SCHÄPERCLAUS zu Recht als besonders durch den Strom übertragbar bezeichnet hat, durch die spärlich gewordenen Rinnsale stark verbreitet werden, und die Parasiten blieben nach der Abwanderung von sterbenden Wirten auch in grösserer Zahl in den Teichen zurück, als es dann der Fall zu sein pflegt, wenn sie durch einen reichlichen Wasserstrom wieder hinausgespült und in die reissenden, durch die üblichen, fast täglichen tropischen Gebirgsregen angeschwollenen Flüsse übertragen werden, wo sie weniger Gelegenheit haben, Fische zu besiedeln. Die sonst schon so grosse Besiedelungsdichte der meist mesosaprogen Teiche mit Fischen wurde noch stärker, und so entstanden geradezu ideale Verhältnisse für eine schnelle Vermehrung des *Ichthyophthirius*. Als viele Fische zu sterben begannen, suchten die Teichwirte ihr Heil in Massenverkäufen und trugen so besonders zur Verbreitung der Krankheit in grösserem Umkreis bei, weil es dort üblich ist, dass die Fische lebend gehandelt werden.

Man stellte die Frage, ob eine solche Seuche ein Novum sei. Nachforschungen ergaben aber, dass schon in früheren Jahren Fischseuchen aufgetreten sind. Ob es sich dabei auch um Ichthyophthiriasen gehandelt hat, konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden. Es stellte sich heraus, dass man Fischsterben meist als unabweisliches Fatum hingenommen hatte und sich wohl kaum bewusst geworden war, dass es sich um eine ansteckende und bekämpfbare Krankheit handeln könne.

Es ist interessant in diesem Zusammenhang festzustellen, dass perniciose Fischkrankheiten in früheren Jahren überhaupt kaum von Java gemeldet wurden.

Dass die sehr unterschiedlichen Ergebnisse bei der Aufzucht

von Teichen auch auf unentdeckt gebliebenen Krankheiten beruht haben, ist wahrscheinlich; denn es wäre schon recht merkwürdig, wenn das Auftreten von mancherlei Fischkrankheiten zufällig mit der Anwesenheit von Fischpathologen zusammengefallen sein sollte.

Es sei jedoch bemerkt, dass in Aquarien schon vorher auf Java Fischkrankheiten bemerkt wurden. Auch die erste Feststellung des *Ichthyophthirius* erfolgte an Aquarienfischen. Der Hortulanus von „'s Lands Plantentuin'', dem weltberühmten botanischen Garten, zu Buitenzorg, Herr Dakkus, zeigte 1928 Herrn Prof. Dr. A. Thienemann dortselbst ichthyophthiriuskranke Fische, als ich durch Krankheit selbst verhindert war, eine Untersuchung vorzunehmen.

Zunächst musste man noch mit der Möglichkeit rechnen, dass der Parasit mit Aquarienfischen aus Europa eingeschleppt worden sei, kurz darauf aber liess sich feststellen, dass *Ichthyophthirius* in natürlichen Gewässern Javas an Stellen vorkam, wo mit einer Einschleppung aus Aquarien kaum gerechnet werden konnte. Allmählich gelang es in Erfahrung zu bringen, dass der Parasit auf Java ziemlich verbreitet ist; auch von Sumatra liefen Meldungen über sein Auftreten ein, und verschiedene Wahrnehmungen führten zu dem Schluss, dass auf Malakka gleichfalls mit *Ichthyophthirius* verseuchte Fischbestände anzutreffen sind.

Von 1930 ab konnte ich fast dauernd *Ichthyophthirius* erhalten und selbst Stämme zu Untersuchungszwecken züchten. Dabei misslangen manche Kulturen, im allgemeinen erwies es sich aber leichter als in Europa, Generation auf Generation zu züchten. Von einer Immunisierung von Fischindividuen und Fischstämmen, die mir 1910 wahrscheinlich erschien, liess sich nichts wahrnehmen. Wohl stellte sich auch unter den tropischen Verhältnissen eine wechselnde Virulenz der Parasitenstämmen heraus, jedoch macht das Gelingen von langen Dauerkulturen es wahrscheinlich, dass die Abnahme der Virulenz, wie sie Untersucher in Europa feststellten, mehr mit den jahreszeitlichen Verhältnissen der gemässigten Zonen als mit Anlagen des *Ichthyophthirius* zu erklären ist.

War somit die Gelegenheit für gründliche Untersuchungen am lebenden Material günstig, der Herstellung guter Präparate, wie sie für zytologische Untersuchungen nötig gewesen wären, standen eine Reihe von Schwierigkeiten entgegen, die ihre tiefere

Ursache in der Eigenschaft des für die Arbeiten benutzen Laboratoriums als eines für praktische fischereiliche Zwecke bestimmten Institutes hatten.

Besonders hinsichtlich der Beschaffung von Literatur waren viele Schwierigkeiten zu überwinden; so zog sich die vorliegende Arbeit jahrelang hin, bis Rückkehr nach Europa die Gelegenheit zu Ergänzungen gab. Dank der Gastfreundlichkeit verschiedener zoologischer, hydrobiologischer und fischereibiologischer Institute in Europa war es möglich, das vorläufig gesteckte Ziel zu erreichen und darüber hinaus zu einigen neuen Erkenntnissen bezüglich der Morphologie und Anatomie und der Stellung des *Ichthyophthirius* im System zu gelangen. Hierzu führte vornehmlich die in Indien aufgetauchte Frage, ob das dort bearbeitete Infusor, das bei oberflächlicher Untersuchung auch morphologisch und anatomisch, jedenfalls aber biologisch völlige Übereinstimmung mit *Ichthyophthirius multifiliis* aufwies, tatsächlich identisch mit diesem sei.

#### FORM UND BAU DES ICHTHYOPHTHIRIUS MULTIFILIIS UND SEINE STELLUNG IM SYSTEM DER INFUSORIEN.

Es sei vorweggenommen, dass die oben erwähnte Identität sich als zweifellos herausgestellt hat und bei dieser Gelegenheit auch mit der Trennung der Ichthyophthirien in verschiedene Arten aufgeräumt werden konnte. Die Unterschiede, welche einzelne Autoren wahrzunehmen vermeinten, erwiesen sich als Ungenauigkeiten in der Beobachtung und zwar merkwürdigerweise derjenigen Untersucher, denen die Mehrzahl der späteren Bearbeiter gefolgt war. Zweifellos ist die lange Erhaltung einiger falscher Auffassungen darauf zurückzuführen, dass es sich in den meisten Fällen um die Bearbeitung gelegentlich angefallenen Materiales handelte. Viele Autoren mussten sich in der Hauptsache auf konserviertes Material stützen. Präparate haben aber vielfach den Nachteil, kein so plastisches Bild zu ergeben wie das lebende Objekt, besonders wenn dieses, wie ich es aufgrund von Erfahrungen schliesslich tat, ohne Deckglas und unter grössster Schonung stundenlang beobachtet wird.

Die ausgesprochene Metabolie des *Ichthyophthirius* ermöglicht es, dass der vom Fisch abgewanderte Parasit sowohl kugelrund als eiförmig erscheint, ja seine Formveränderlichkeit geht so weit, dass Punkte, die normalerweise nicht polar gelegen sind,

zeitweilig die Stelle eines Pols einnehmen können. Hat sich ein Exemplar beim Verlassen des Wirtes durch Engpässe der Haut winden müssen oder vorher in einer Höhlung unter dem Epitel gequetscht gelegen, so bleiben Falten und Ecken sowie scharfe Kanten noch eine Zeit lang nachher zu sehen, sodass man solche Individuen stets als vom Wirt abgewandert ansprechen kann. Es kommt auch vor, dass infolge der Verformung des Körpers der Mund in eine rinnenartige Vertiefung gerät. Je jünger der Parasit ist, desto weniger rund ist er. Das meist als vordere bezeichnete Ende sieht etwas stärker verjüngt aus als das entgegengesetzte, in dessen Nähe meist der Kern wahrzunehmen ist. Wie er sich hervorhebt, hängt von dem Füllungsgrad des Körperinneren mit gefressenem Material vom Wirtstier ab, meist sieht man ihn in vivo als hellere Partie. Bei älteren parasitären oder abgewanderten Stadien hat der Grosskern in der Aufsicht die Form eines Hufeisens oder, besser ausgedrückt, einer krummen Wurst, in Seitensicht die eines rundlichen Gebildes.

Bezeichnen wir das im jüngeren Stadium schlankere Teil als vorderes Ende, so kann man sagen, dass der Mund nicht, wie viele Autoren annahmen, terminal, sondern subterminal liegt. Freilich kann er infolge der Drehbewegungen und Gestaltsveränderungen auch eine terminale Lage annehmen, wie wir später näher erläutern werden. Bis in die neueste Zeit hat sich eine von LIEBERKÜHN und BÜTSCHLI stammende Abbildung in der Literatur erhalten, welche das Cytostom als terminal im Mittelpunkt des locomotorischen Flimmerfeldes darstellt. Dieses Bild entspricht jedoch nicht den tatsächlichen Verhältnissen, denn das Zentrum des Cilienfeldes ist nicht identisch mit dem Cytostom, und bei terminaler Lage des ersteren liegt das letztere subterminal. Die Reihen der locomotorischen Cilien, welche an die Mundöffnung herantreten, laufen um diese herum (s. Fig. 5). Um die Mundöffnung lässt sich ein nackter, erhöhter Ring wahrnehmen, jedoch nicht stets. Es kommt vor, dass der Mund etwas eingezogen wird, sodass das Flimmerepithel über den Rand der Höhlung in diese hineingezogen wird. Wenn aber das Cytostom hervorgestülpt wird, so kann der Mundrand, die Lippe sozusagen, herausgedrückt werden und erscheint dann deutlich als nackter Ring. Dies erfolgt bei einer tupfenden Bewegung, welche die rotierende des ganzen Körpers für einen Augenblick unterbricht. Mit dieser Tupfbewegung



werden Partikel, die vorher durch die Rotation vom Wirtsgewebe losgerieben wurden, in das Cytostom gebracht. Dabei verengert sich das Cytostom etwas, wonach eine Ausdehnung des Schlundes erfolgt, die ihm vorübergehend die Form eines Römerglases gibt; es wird so eine Art Vacuum erzeugt, das die einwärts wirbelnde Bewegung der im Innern des Cytostoms befindlichen Strudelhaare unterstützt. Ein Teil dieser Haare ist länger als die locomotorischen Cilien. Vielleicht fällt den Mundcilien auch die Funktion einer Reuse zu, obgleich sich dies nicht mit Sicherheit erkennen lässt und ziemlich grosse Körper, wie Blutkörper des Fisches, in den Schlund hineingesaugt werden. Die Bewegungen der Mundcilien verlaufen nicht synchron und gleichgerichtet mit denen der locomotorischen Flimmerhaare, sondern heben sich durch ihren anderen Rythmus u.U. deutlich ab. Die Rotation der Mundhaare kann sogar in dem entgegengesetzten Sinne verlaufen, z.B. nach links, während die der locomotorischen Flimmern gerade nach rechts hin geht. Entsprechend der abwechselnden Links- und Rechtsdrehung des Körpers ändert die Richtung der Flimmerhaarbewegung, während die der Mundhaare gleichgerichtet zu bleiben scheint.

Die locomotorischen Cilien sind ziemlich kurz, in der Jugend des Parasiten, bevor er sessil geworden, aber länger, sodass der Gegensatz hierin zwischen dem ganz jungen Schwärmerstadium und alten, zur Encystierung und Teilung schreitenden Ichthyophthirien stark und schon früh den Untersuchern aufgefallen ist.

Eine Durchsicht der früheren Arbeiten ergibt, dass verschiedene ältere Autoren Lage und Form des Mundes oder eines von beiden richtig erkannt haben. Zweifellos war dies bei KERBERT (1884) der Fall, der schon betonte, das eine „ganz deutliche Mundöffnung mit schön entwickeltem Schlunde“ gegeben sei. „Diese Mundöffnung ist kreisrund, von einer localen Verdickung der Cuticula umgeben“ . . . „Seine ganze Innenfläche ist mit langen beweglichen Wimpern besetzt, welche mit dem freien Ende der Mundöffnung zugekehrt sind und etwas über dieselbe hinausragen“. Leider entsprach KERBERTS Zeichnung nicht ganz der Beschreibung, die Behaarung fehlt. Aber auch bei einer genaueren Abbildung wäre die Bedeutung seiner Darstellung kaum erkannt worden; denn der Autor glaubte selbst, einen anderen Parasiten vor sich zu haben, weil er überzeugt war, dass sein Objekt mit einem be-



haarten, nicht terminalen, sondern leicht lateralen Mund nicht mit *Ichthyophthirius multifiliis*, wie er von FOUQUET (1876) beschrieben worden war, identisch sein könne. Er nannte das ihm vorliegende Objekt deshalb *Chromatophagus parasiticus* und bemerkte: „Vieles spricht für die Übereinstimmung mit *Ichthyophthirius multifiliis*, doch bleibt stets eine grosse Kluft . . . .”.

Ähnlich irreführen liess sich ZACHARIAS (1893 u. 1894), der sich durch die von ihm beobachtete laterale Lage des Mundes auf der Unterseite seines Objektes veranlasst fühlte, eine neue Species *Ichthyophthirius cryptostomus* aufzustellen. Die Zeichnungen von ZACHARIAS beweisen, dass er Lage und Behaarung des Cytostoms von *Ichthyophthirius multifiliis* richtig erkannt hat, jedoch die Beweglichkeit und Formveränderlichkeit des Parasiten nicht genügend berücksichtigte.

FOUQUETS Originalbeschreibung ist nicht ganz deutlich. Wohl sagt er: „L'extrémité antérieure du corps fait une légère saillie; elle présente une ouverture circulaire, a bords taillés comme à l'emporte-pièce. Cette ouverture n'est pas contractile.” Aber er kommt zu dem Schluss, dass man es doch nicht mit einem eigentlichen Cytostom zu tun habe, weil das Tier damit keine Karminkörnchen aufnehme. Nach unserer heutigen Vorstellung war es natürlich etwas naiv, von einem Parasiten zu erwarten, dass er wahllos ihm artfremde Farbkörnchen aufnehmen müsse.

Dass *Ichthyophthirius* mit dem Cytostom sogar Pigment des Fisches sowie Blutkörper aufnimmt, konnte ich positiv beobachten. Es ist auch gut möglich, dass die Versuchstiere Fouquets schon den Wirt verlassen hatten. Wenn nämlich *Ichthyophthirius* einmal den Wirt freiwillig verlassen hat, ist auch seine vegetative Periode beendet. Man könnte aber auch annehmen, dass FOUQUET das Zentrum der locomotorischen Cilien mit dem Mund verwechselt hat, wenigstens gelegentlich. Die Behaarung des Mundes hat er aber jedenfalls richtig erkannt, und das war für ihn ein Grund, das Infusor zu den Heterotrichen zu stellen.

BÜTSCHLI (1876 u. 1883) stützte sich zum Teil auf FOUQUETS Angaben. In „Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs” gibt er auf Tafel LVI eine Zeichnung des ausgewachsenen *Ichthyophthirius* nach FOUQUET. Im Innern des Mundes sieht man keine Haare, wohl aussen einen Kranz von Cilien. Unter 10 a ist von BÜTSCHLI eine Zeichnung nach LIEBERKÜHN wiedergegeben, die den Mund als das Centrum des Cilienfeldes zeigt. Nach diesem Vorbild sind, wie schon angedeutet, bis in die neueste

Zeit Abbildungen gemacht, so bei HOFER (1901 u. 1904), PLEHN (1924) und VON PROWAZEK (1912). Merkwürdig ist, dass BÜTSCHLI auf der gen. Tafel unter 8 eine *Holophrya Lieberkühni* n. sp. wiedergibt, die den Mund so darstellt, wie er bei *Ichthyophthirius* in Wirklichkeit vorhanden ist. Bei der Aufstellung des Systems sagt BÜTSCHLI: „Gttg. *Holophrya*, Sect. II diejenigen, bei denen der Mund nicht mehr ganz terminal, sondern etwas nach hinten gerückt ist (eine unedierte von LIEBERKÜHN beobachtete Form)“. Berücksichtigt man noch, dass BÜTSCHLI FOUQUETS Gattung *Ichthyophthirius* aufhob und sie der Gattung *Holophrya* einreichte, so ergibt sich die Möglichkeit, dass schon LIEBERKÜHN den *Ichthyophthirius* richtig beobachtet hat. Leider gelang es mir nicht, die LIEBERKÜHNSCHEN Arbeiten zu erhalten, sodass ich diese Frage offen lassen muss.

Auch STILES (1893) erkannte, dass von einer terminalen Lage des Mundes nicht gesprochen werden dürfe. Er schrieb zwar: „I find the mouth at the pole opposite to the nucleus“, wies aber ausdrücklich auf die inconstante Lage des Mundes hin und bestritt die Berechtigung, die Mundlage zum Artunterscheidungsmerkmal zu machen. Über die Behaarung äussert er sich ganz deutlich: „A short ciliated oesophagus is present“. STILES hat ferner im Gegensatz zu FOUQUET und ZACHARIAS, die sich beide auf das unglückliche Karminkörnchenexperiment stützten, richtig erkannt, dass der Mund sehr wohl der Nahrungsaufnahme dient. Abweichend von KERBERT und ZACHARIAS zweifelt STILES nicht an der Identität seines Objektes mit dem *Ichthyophthirius multifiliis*. Auch seine Abbildungen sind richtig.

Unter diesen Umständen ist es eigentlich verwunderlich, dass *Ichthyophthirius multifiliis* weiterhin als typischer Vertreter der gymnostomen holotrichen Ciliaten betrachtet wurde. REICHENOW (1929) teilt sie in der 5 Aufl. von DOFLEINS „Lehrbuch der Protozoenkunde“ dem ersten Tribus, Prostomata, zu. Die Prostomata bezeichnet er als die ursprünglichen Formen, bei denen der Mund am Vorderende liegt, im Gegensatz zu anderen Formen, wo der Mund auf die Ventralseite verschoben ist. Weiter aber heisst es von den Prostomata: „Mund polar bis subpolar.“

Gegen diese Einordnung des *Ichthyophthirius multifiliis* lassen sich vielleicht keine unabweislichen Einwendungen erheben, solange man sich bewusst ist, dass der Begriff der Nacktmundigkeit, gymnostom, als sehr relativ aufzufassen ist. Ob es aber glücklich

ist, eine so relative Eigenschaft zum Merkmal einer Unterordnung zu machen, ist eine Frage, die ich dem Urteil der Systematiker überlassen will. Die im Obigen dargelegte Forschungsgeschichte beleuchtet die Sachlage genügend, und die vielen Zweifel und Mühen, die ich selbst zu überwinden hatte, bevor ich mir an Hand von Beobachtungen in Indien und Europa sowie nach Zurateziehung einer Menge Literatur ein klares Bild machen konnte, bestärken mich in der Erwägung, dass eine Revision nicht ohne weiteres zu verwerfen ist.<sup>1)</sup>

Nachdem ich, nach Europa zurückgekehrt, bei allen nicht übermässig mit Nahrungspartikeln gefüllten *Ichthyophthirien* nicht allzu jungen Stadiums Behaarung und Lage des Mundes, meist an der rotierenden, schaufelradähnlichen Bewegung der Mundcilien, wiedergefunden hatte, wichen die letzten Zweifel an der Identität aller bisher beschriebenen *Ichthyophthirien*. Freilich tauchten doch noch mitunter Zweifel auf, wenn es bei älteren Parasiten manchmal zunächst nicht gelingen wollte, den Mund festzustellen. Es scheint, als ob der Mund gegen Abschluss des parasitischen Lebens zwar nicht funktionsunfähig, doch aber relativ kleiner wird, also im Wachstum der Gesamtkörpergrösse nicht gleichmässig folgt. Dies macht die Verschiedenheiten in den früheren Darstellungen noch begreiflicher, umsomehr als, wie Fig. 4 zeigt, es vorkommen kann, dass der Mund beim Fressakt unter einem bestimmten Bildwinkel in terminaler Lage erscheint.

Nach vorläufigem Abschluss dieser Arbeit kam mir eine Arbeit von HAAS aus dem Jahre 33-34 zur Kenntnis. Obgleich dieser Autor sich hauptsächlich den zytologischen Verhältnissen des *Ichthyophthirius* widmete, ist auch ihm die subterminale Lage des Mundes aufgefallen. Wenn bezüglich der Behaarung des Mundinneren noch irgendwelche Zweifel bestünden, so wäre die Abbildung von HAAS geeignet, sie zu beseitigen. Sie gibt einen „sagittalen Längsschnitt durch den Schlund eines noch nicht encystierten Tieres“ wieder. Die Existenz grösserer Mund- oder Schlundhaare neben kleineren, die ungefähr die Masse des Flimmerepithels auf dem Körperäusseren haben, ist auch damit belegt. KAHL (1935) hat hieraus die Konsequenzen gezogen und *Ichthyophthirius* in die Trichostomen-Familie *Ophryoglenidae* versetzt.

---

<sup>1)</sup> Siehe Schluss des Kapitels.

DIE FORMVERÄNDERUNGEN DES ICHTHYOPHTHIRIUS  
MULTIFILIIS VOM SCHWÄRMSTADIUM AN BIS ZUR  
ABWANDERUNG DES PARASITEN VOM WIRT.

Dass der junge, die Vermehrungscyste verlassende *Ichthyophthirius* in seiner Form von dem ausgewachsenen Parasit abweicht, ist eine schon lange bekannte Tatsache. Auch Einzelheiten des sogenannten Schwärmstadiums sind früh beschrieben worden. FOUQUET sprach von "l'extrémité antérieure, complètement transparent". BÜTSCHLI (1883) gab eine Abbildung von der Vermehrungscyste, auf der man das Ausschlüpfen der ersten Schwärmer erkennen kann. Sie sind dort als längliche, am Vorderende gleichmässig verjüngt auslaufende, aber auch hinten etwas spitz endende Körper wiedergegeben. Vergleicht man diese Abbildung mit unserer Fig. 1, so ergeben sich schon dadurch Unterschiede, dass wir ein nur flächenhaftes Bild vermieden. Es wurde auch Gewicht auf eine genaue Wiedergabe der Spitze des Schwärmers gelegt, die ganz den Eindruck erweckt, dass sie ihn besonders befähigt, sich in die Wirtshaut einzubohren. Obgleich ich schon früher (1934) den Schwärmer abbildete, und zwar ein etwas älteres, schon auf dem Wirt gelandetes Stadium, sollte hier die ursprüngliche Form des noch nicht angesiedelten Individuums verdeutlicht werden. Die unbehaarte Bohrspitze läuft ziemlich fein aus und steht im Gegensatz zu dem stumpfen Hinterende. Diese Keulenform glaubte ich früher (1910) mit den Dreh- und Schwingbewegungen des sich einbohrenden Parasiten erklären zu können. Es ist jedoch eine sich zunächst erhaltende einigermassen stabile Form, denn sie ändert sich auch nicht gleich, wenn das Leben des Schwärmers aufhört.

Das Einbohren in die Fischhaut, d.h. unter die Epidermis, erfolgt sehr oft vom Rande der Flossen her. Dies lässt sich oft auf Caudalen wahrnehmen. Vielleicht ist die Epidermis am Ende der Schwanzflosse schon an sich besonders dünn, sodass sie dem Eindringen des Parasiten wenig Widerstand entgegensetzt. Hat er die Epidermis durchbohrt, so bevorzugt er es zwischen Oberhaut und tieferem Gewebe derart Gänge zu bohren, dass die Oberhaut hochgehoben wird. Mitunter lässt sich die Bildung hoher „Schleimhaut-Blasen" feststellen. Einmal bestehende Bohrlöcher, Gänge und Höhlungen unter der Epidermis werden oft von späteren Eindringlingen wieder benutzt.



Je nachdem der Weg, den der Parasit unter der Schleimhaut des Fisches nimmt, schon vorbereitet ist oder nicht, gestalten sich die locomotorischen Funktionen des Parasiten verschieden. Muss er sich den Weg erst bahnen, so hebt er mit dem vorderen, verjüngten Ende zunächst die Schleimhaut hoch. Je jünger der Parasit ist, desto besser kann er sich dabei seiner anfänglich spitz birnenförmigen Gestalt bedienen. Er rotiert dabei dauernd und ziemlich schnell. Je grösser er wird, desto mehr verliert er die spitze Form, wie es die Figuren 1–3 erkennen lassen. Es gelang mir nicht mit Sicherheit festzustellen, ob von vornherein eine funktionsfähige Mundöffnung gegeben ist. Jedenfalls aber nimmt man schon bei recht kleinen Parasiten, bei hohen Wärmegraden, vom 2. Tag der Anheftung auf dem Wirt an, eine subterminale Vertiefung wahr (s. Fig. 2) und einen Tag später deutlich den funktionierenden Mund. Bei einem etwa in der Mitte zwischen den in Fig. 2 und 3 dargestellten Stadien stehenden Parasiten ist der Mund schon funktionsfähig, und man sieht dann sehr schön, wie der Parasit nunmehr in dem grösseren Widerstand entsprechender langsamerer Drehbewegung sich vorwärts bohrt und, ohne die Rotierung zu unterbrechen, die durch das verjüngte vordere Ende weggebohrte – *sit venia verbo* – „Bohrspäne“ aus dem Fischepithel in der Vertiefung auffängt, die zum Mund umgebildet ist. Je älter aber der Parasit wird, desto mehr scheint der Mund sich aus der Vertiefung hervorzuheben. Damit möchte ich es in Zusammenhang bringen, dass man beim älteren parasitierenden Stadium Unterbrechungen der Rotation wahrnimmt, die von einer schnellen Tupfbewegung des Mundes begleitet sind.

Hat der Parasit einen festen Platz auf dem Wirt gewählt, so findet er genug Nahrung um sich herum, umsomehr als das Wirtsgewebe zur erhöhtem Wachstum gereizt und manchmal auch besonders stark durchblutet wird. Es kommt vor, dass der Parasit kleine Gefässe des Wirtes anschneidet und Blutkörperchen aufnimmt.

Man kann nunmehr von einem stationären Stadium des Parasiten sprechen, wennauch noch nachher Lageveränderungen auftreten.

Der Parasit ist allmählich stumpfer und die Bohrspitze schliesslich zum Mittelpunkt des locomotorischen Cilienfeldes geworden.

Während bis dahin das Körperinnere noch hell und durch-



sichtig ist und neben einem grösseren Körper, dem Macronucleus, wenige, grössere vacuolenartige Gebilde erkennen lässt, füllt es sich allmählich mehr und mehr mit Nahrungspartikeln. Die Zahl der vacuolenartigen Gebilde nimmt zu, gleichzeitig scheinen sie kleiner zu werden (Fig. 2, 3 und 4). Der Macronucleus streckt sich langsam und gewinnt die wurstförmige, für den sessil gewordenen *Ichthyophthirius* so typische Gestalt. Wenn sie nicht immer wahr zu nehmen ist, so hat dies seinen Grund im Bildwinkel, unter dem wir ihn sehen. Er lässt sich am ungefärbten Präparat an seiner besseren Lichtdurchlässigkeit so lange leicht erkennen, als die Füllung des Körpers mit gefressener Substanz dies erlaubt. Bei nicht sehr grossen Exemplaren bleibt er bis zur vollständigen Reifung und Abwanderung des Parasiten sichtbar. Je nach der Temperatur dauert es etwa eine bis annähernd drei Wochen, bevor der Reifegrad erreicht ist, der den Parasit zum freiwilligen Verlassen des Wirtes veranlasst.

Anfänglich schien es mir, als ob bei Exemplaren, die sehr lange ungestört parasitieren können, die Mundöffnung schliesslich verschwinde, es liess sich aber doch feststellen, dass sie erhalten bleibt und lediglich die schwere Erkennbarkeit infolge zunehmender Füllung des Körperinnern mit gefressenem Material und des Wachstums des Parasiten mitunter eine Rückbildung des Cytostoms vorgespiegelt hatten. Endlich gelang es auch wiederholt, den Mund bei schon abgewanderten, encystierten und zur Teilung schreitenden Exemplaren zu finden. Damit erhielt eine alte FOUQUETSche Abbildung ihre Bestätigung, die ein in erster Zerteilung befindliches Tier zeigt, woselbst trotz fortgeschrittener Durchschnürung der eine Teil noch ein Cytostom zeigt.

Bei der Beurteilung solcher Fälle ist freilich zu berücksichtigen, dass schon recht junge Exemplare zur Encystierung und erfolgreichen Vermehrung zu schreiten vermögen. Nicht nur cytologisch und anatomisch, sondern auch epidemiologisch wichtig ist die Tatsache, dass 3 Tage alte Parasiten nach Tötung des Wirtes sich normal teilten und eine neue Infektion hervorzurufen imstande waren. In diesen in Indien beobachteten Fällen war freilich schon das in Figur 3 dargestellte Stadium mit deutlich sichtbarem, funktionsfähigen Mund nach Verschwinden der Bohrspitze erreicht. Versuche, um jüngere Stadien zur Teilung zu bringen, gelangen nie.

Die Möglichkeit, das Alter des Parasiten auf Grund seiner

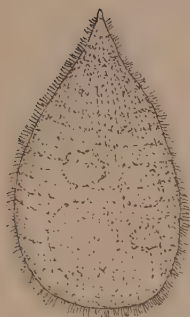


Fig. 1. *Ichthyophthirius multifiliis* FOUQUET als noch nicht auf dem Wirtsfisch fest angesiedelter Schwärmer.

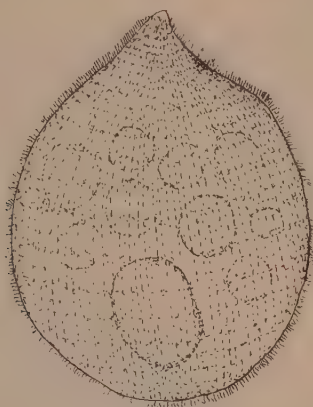


Fig. 2. *Ichthyophthirius multifiliis* FOUQUET, kurz nach der Ansiedelung unter der Schleimhaut des Fisches, jedoch noch vor Wahl eines festen Standortes.

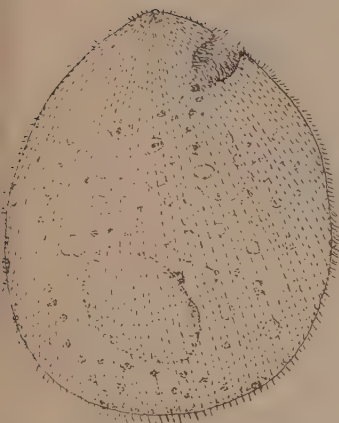


Fig. 3. *Ichthyophthirius multifiliis* FOUQUET als sessiler Parasit und nach fertiger Ausb. des Mundes. Die subterminale Lage des Mundes, die terminale des Scheitelpunktes der locomotorischen Cilien sind sichtbar.



Fig. 4. *Ichthyophthirius multifiliis* FOUQUET. Der Parasit hat eine Lage eingenommen, bei welcher der Mund terminal zu liegen scheint, der Scheitelpunkt der locomotorischen Cilien sich jedoch höher in der Bildebene befindet.

Gestaltung einigermaßen festzulegen, brachte den Vorteil mit sich, das Verhältnis derjenigen Parasiten, welche in einer Höhle im oder unter den Wirtsepithel zusammenliegen, besser beurteilen zu können, als es bisher am lebenden Material nur auf Grund von Grössenunterschieden geschah. Auf diese Weise kam mir viel stärker als in früheren Jahren zum Bewusstsein, wie oft sich „Stubengenossen“ aus verschiedenen Altersklassen



Fig. 5. *Ichthyophthirius multifiliis* FOUQUET. Das ausgewachsene parasitäre Stadium, von oben gesehen, zeigt in der Mitte den Scheitelpunkt der locomotorischen Cilien, rechts davon den behaarten Mund samt erhabenem Randwulst, links den Makronucleus in Wurstform mit an der Innenseite aufliegender grade noch sichtbarem Mikronucleus.

und aus zu verschiedener Zeit auf den Wirt gelangten Parasiten rekrutieren. Oft sitzen verschiedenaltige Parasiten in grosser Zahl beisammen. Den Rekord bildeten etwa 100 Individuen, die in einer Höhle unter dem Fischepithel dicht aneinandergedrängt waren. In einem anderen Fall liessen sich 20 auf einem Schuppenstück von nur 0,4 : 0,15 mm zählen. Unter diesen Umständen wird es sehr begreiflich, dass man solche Gesellschaften, wenn sie aus zufälligerweise ungefähr gleichgrossen Infektanten bestanden, in früheren Jahren für auf dem Wirt entstandene Teilungsprodukte hielt.

Deshalb muss man allen Angaben über auf dem Wirt vorgefundene Teilungen kritisch gegenüberstehen, es sei denn, dass die Teilung ganz einwandfrei verfolgt werden konnte, wie es NERESHEIMER (1907) in einem Fall gelang, oder dass durch Färbung am Präparat der Nachweis auf zytologischem Wege erbracht wurde, dass tatsächlich Teilungsstadien vorliegen.

Mir gelang es trotz der Fülle des im Laufe der Jahre beobach-

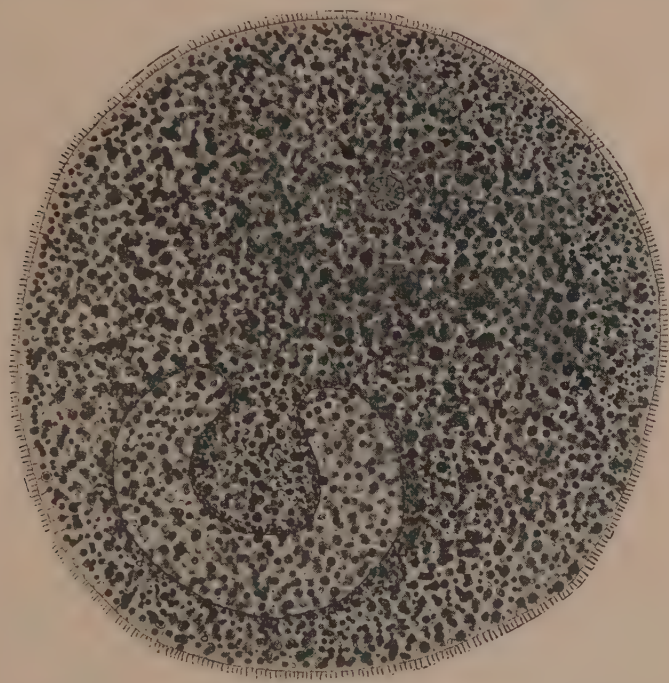


Fig. 6. *Ichthyophthirius multifiliis* FOUQUET. Der abwanderungsreife Parasit ist von Nahrungspartikeln dunkel gefärbt, sodass der Mund kaum noch zu erkennen ist. Der Makronucleus hat die charakteristische hufeisenförmige Gestalt angenommen.

teten Materiales in keinem einzigen Fall eine Teilung auf dem lebenden Wirt zu finden, wohl aber konnte ich drei Mal auf toten Fischen eingeleitete Teilungen feststellen.

In allen 3 Fällen wanderten aber die noch grossen Teilungsprodukte ab und bildeten danach Cysten in normaler Weise.

Obgleich ich angesichts der Unterschiedlichkeit im Wachstum, der Ausgangsgrösse und unter anderen, später zu behandelnden



Gesichtspunkten Grössenangaben keinen absoluten Wert zusprechen möchte, seien folgende Messungsergebnisse mitgeteilt: Noch nicht angesiedelte Schwärmer, in der längsten Ausdehnung im flachen mikroskopischen Bilde gemessen, 47.7  $\mu$ ; Parasit, 24 Stunden nach Ansiedlung auf dem Wirt 56.6  $\mu$ ; einen Tag später 95.5  $\mu$ ; 3 Tage alt 213.3  $\mu$ ; 4 Tage alt 590  $\mu$ . Die Messungen wurden in Indien vorgenommen. Das festgestellte Wachstum ist also auf hohe Temperaturen, im Tagesmittel etwa 26° C. Wassertemperatur, zu beziehen.

Was die Grössen der „ausgewachsenen“ Parasiten betrifft, fand ich keine Unterschiede mit den in Europa gemachten Befunden. NERESHEIMERS Annahme, dass man vielleicht das Bestehen verschiedener, der Wirtsgrösse angepasster Rassen erwarten könne, fand ich nicht bestätigt. Wohl fand ich, in Europa übrigens ausgeprägter als in Indien, dass man mitunter auf sehr grossen Fischen auch besonders grosse Ichthyophthirien antrifft, aber nie habe ich wahrnehmen können, dass die Nachkommen grosser Individuen, welche von grossen Fischarten stammten, auf kleineren Fischen wieder besonders grosse Parasiten wurden, was doch allein die Berechtigung gegeben hätte, von einer grösseren Rasse zu sprechen. Ich lasse es deshalb dahingestellt sein, ob etwa Milieueinflüsse zu besonders starkem individuellen Wachstum des Parasiten führen können. Eines besonderen Falles möchte ich schliesslich noch Erwähnung tun, wo ich auf dem Auge einer mehrpfündigen Schwarzwaldforelle (*Trutta fario* L.), die über und über inficiert war, auf einem Auge einen *Ichthyophthirius* von schätzungsweise 2.5 mm wahrnehmen zu können glaubte. Ich konnte dieses Exemplar jedoch nicht mikroskopisch untersuchen und halte es nachträglich nicht für ganz ausgeschlossen, dass dies scheinbare Einzelindividuum aus einer grösseren Zahl zusammengedrängter kleinerer bestanden hat.

#### DIE ABWANDERUNG DES PARASITEN VOM WIRT UND DIE TEILUNGSVORGÄNGE.

Während ich mir früher den Verlauf des parasitären Stadiums auf am Leben bleibenden Wirten so vorgestellt hatte, dass die grosse Mehrzahl der einmal auf dem Fisch gelandeten Ichthyophthirien bis zur Erlangung eines bestimmten Reife- und Grössengrades dort bliebe, um dann einen plötzlichen Exodus zu veranstalten, ist mir allmählich klar geworden, dass ein solcher



Ablauf meist nur unter den gleichmässigen Umständen eines Experimentes oder in Aquarien stattfindet. In einer natürlichen Umgebung gelingt es dem Wirt durch Scheuern an Steinen, Sand und Pflanzen offenbar einen Teil seiner Peiniger früher loszuwerden. Diese sind aber, wenn sie auch nur mehrere Tage parasitiert, d.h. Nahrung aufgenommen haben, schon zur Fortpflanzung imstande. Es erfolgt also eine Abwanderung sehr ungleich grosser Ichthyophthirien, deshalb war es auch nicht richtig zu erwarten, dass die Zahl der Teilungen, welche die neuen Schwärmer ergeben, eine gleichbleibende sei. Man sollte also nicht, wie ich es früher selber getan habe, von einem 8er, 16er, 32er-Stadium sprechen, um ein für bestimmte innere Vorgänge, z.B. Mitosen, typisch erscheinenden Abschnitt anzuzeigen. Ich lasse es dahingestellt sein, ob z.B. das 32er-Stadium eines kleineren Ausgangsindividuums dem 64er-Stadium eines grösseren entspricht. Das könnte nur auf Grund zytologischer Untersuchungen geklärt werden, aber es steht schon fest, dass die Teilungen unregelmässig verlaufen. Sehr oft findet man innerhalb einer Cyste zwei Gruppen, die offenbar aus der ersten Zweiteilung hervorgegangen sind. Die eine von ihnen kann sich langsamer weitergeteilt haben als die andere und deshalb eine kleinere Zahl jüngerer Individuen haben. Gar nicht selten kommen auch andere Abweichungen vom regelmässigen zweiteiligen Rhythmus vor, sodass ungleiche Endzahlen keine Seltenheit darstellen.

Eine weitere Abweichung von meinen früheren Beobachtungen ergab sich insofern, als ich sogenannte freie, also cystenlose Teilungen häufiger fand. Freilich kam es oft vor, dass nach Ablauf einiger Teilungen doch noch eine Cyste gebildet wurde. Es gelang mir nie, die Fortsetzung cystenloser Teilungen von Anfang, also der ersten Zweiteilung an, bis zur Entstehung von Schwärmern der normalen Grösse und Form zu verfolgen. Auch BREINDL und JIROVEC (1934) sowie HAAS (1933) haben freie Teilungen nicht selten angetroffen. Ich bin deshalb jetzt geneigt, dieses wenigstens vorläufige cystenlose Teilen nicht mehr als pathologisch, aber doch mit HAAS als auch nicht ganz normal aufzufassen. Es ist mir auch aufgefallen, dass in Kulturschalen, die mit Algenfäden als Substrat versehen waren, freie Teilungen weniger auftraten als in kahlen Kulturgefässen. Auch HAAS fand die Anheftung und Encystierung durch Algenfäden befördert. Nach meinen Erfahrungen bestehen Zusammenhänge zwischen

dem Fehlen geeigneten Substrates und einer Verzögerung der Teilung bzw. vorläufigen freien Teilungen. Je primitiver die Kulturgefässe eingerichtet waren, desto mehr Verzögerungen der Teilung traten auf. Es kann vorkommen, dass man noch 10 Stunden nach der Abwanderung der Parasiten vom Wirt keine einzige Cyste vorfindet, dagegen eine Menge herumirrender *Ichthyophthirien*. In solchen Fällen geht eine grosse Zahl zugrunde, ohne zur Teilung geschritten zu sein. Es gelang durch ständige Bewegung der Kulturschalen solche Zustände zu befördern, was mir einen Hinweis auf die Wahl von Bekämpfungsmethoden gab.

Die Bevorzugung von Algenfäden und *HYDRILL*ablättchen für die Anheftung zum Zweck der Encystierung veranlasste mich, die untergetaucht wachsenden Pflanzen in den grösseren, vollständig eingerichteten Aquarien, in denen ich die inficierten Fische hielt, gründlich unter starker Lupe nach Cysten abzusuchen. Dadurch kam ich zu der Feststellung, dass sehr häufig lebende Pflanzen als Substrat verwendet werden. Wo der Sandboden von einer leichten Decke sessiler Algen überdeckt war, fand ich auch dort viele Cysten, während ich auf kahlen, also rein mineralen Böden weniger Cysten anzutreffen meinte. Die Schwierigkeit absoluter Vergleiche erfordert freilich, diesen Befund mit einiger Reserve aufzunehmen.

Immerhin dürfte es angebracht sein, diese Wahrnehmungen im Auge zu halten bei der Beurteilung von Bekämpfungsmöglichkeiten. In diesem Zusammenhang fiel mir ein, dass ich schon um 1900 eine Bekämpfung erprobt habe, die damals in Aquarienliebhaberkreisen empfohlen wurde und in der Übertragung der inficierten Fische in ein kahles, sauerstoffarmes Milieu bestand. Tatsächlich gelang es mir wie anderen auf diese Weise Fische, die äusserst geringe Ansprüche an den Sauerstoffgehalt des Wassers stellen, nämlich zur Aufnahme atmosphärischer Luft befähigte Labyrinthier, vollständig frei von *Ichthyophthirius* zu bekommen.

Man darf nun aber wohl nicht so weit gehen, ein sauerstoffreiches Milieu für die Fortpflanzung des Parasiten für erforderlich zu halten, zumal selbst dort, wo die *Ichthyophthirien* Gelegenheit haben sich auf Pflanzen zu encystieren, bei Dunkelheit infolge der Pflanzenatmung kaum Sauerstoffüberschüsse bestehen dürften, aber es erscheint doch nicht ausgeschlossen, dass ein Mangel an Sauerstoff einer der Gründe sein könnte, der die

Encystierung und damit einen erfolgreichen Verlauf der Teilung behindert.

Diese Annahme versuchte ich experimentell zu stützen dadurch, dass ich Kulturschalen mit sauerstoffreichem Wasser und Algen oder Pflanzenteilen dem Licht aussetzte, andere mit organisch verschmutztem Wasser beschickte und noch einen abgestorbenen Fisch hinzufügte; tatsächlich ergab sich, dass in letzteren mehr totale Verzögerungen der Teilung mit letalem Ausgang für den Parasiten sowie freie Teilungen vorkamen als in den letzteren. Eine ähnliche Auswirkung hatte starke Erhöhung der Temperatur, wodurch sich auch verstärkte Sauerstoffzehrung und geringere Sauerstofflösung im Wasser ergab, ein Befund, der vielleicht erklärt, warum Aquarienliebhaber öfters *Ichthyophthirius* erfolgreich durch Temperaturerhöhungen bekämpften.

Andere Untersucher, so in jüngster Zeit HAAS, merkten, dass Beunruhigung und Wasserwechsel ungünstig auf den Vermehrungsvorgang einwirkten. Derartige Versuche machte ich auch und stellte, wenn vorher schon Cysten zustande gekommen waren, fest, dass deren Inhalt zerfiel und Bilder entstanden, wie sie NERESHEIMER (1908) als Zerfallsteilungen beschrieben hat.

Von praktischer Bedeutung für die Bekämpfung der Krankheit war es, zu untersuchen, ob die Störung der Encystierung und Teilung auch von Einfluss auf neue Infektionsmöglichkeiten sei. Deshalb wurde vergleichsweise versucht, mit dem Inhalt häufig bewegter und dem möglichst still und pfleglich behandelter Kulturschalen Neuinfektionen auf die Weise hervorzurufen, dass am Tage nach beobachtetem Anheften einiger *Ichthyophthirien* auf dem Substrat das Wasser aus den Schalen in je ein gleichgroßes, mit Fischen besetztes Aquarium vorsichtig bei gleicher Temperatur übertragen wurde. Bei 5 solchen Versuchen versagte die „misshandelte“ Kultur 4 mal, während einmal die Neuinfektion doch gelang; demgegenüber gelangen mit den gut behandelten alle 5 Fälle positiv. Die Versuchsserie wurde aber nicht fortgesetzt, weil der eine Versager gezeigt hatte, dass sich ein sicheres Bekämpfungssystem darauf nicht aufbauen lässt.

Neuerdings hat SCHÄPERCLAUS (1934) als Zerfallteilung einen anderen Vorgang bezeichnet als die von NERESHEIMER, ROTH und mir gemeinte spontane. Unter dem schönen microphotographischen Bildmaterial seines Bändchens: „Fischkrankheiten“

findet man als Fig. 26 eine Anhäufung von *Ichthyophthirius*-Schwärmern im Augenblick beginnenden Auseinanderschwimmens. Das Bild lässt kaum einen Zweifel zu, dass es sich hier um das Ergebnis eines normalen Teilungsvorganges handelt. Man könnte höchstens im Zweifel sein, ob die Cyste bestanden hat oder nicht. Die stellenweise Unschärfe macht es wahrscheinlich, dass die Cystenreste nicht photographisch erfasst sind. Bezüglich der Textbezeichnung „Mutterparasit in Zerfallteilung“ hatte Herr Prof. Dr. SCHÄPERCLAUS die Güte mir mitzuteilen, dass er damit nicht eine spontane Zerfallteilung bezeichnen wollte.

Um die Beweiskraft der beschriebenen und ähnlicher Versuche bemessen zu können, bestrebte ich mich einen Eindruck davon zu erhalten, wie gross die Infektionsgefahr an sich ist, eine wie starke Vermehrung man unter gewissen Umständen annehmen kann und auf welche Verluste man unter den Nachkommen einzelner Individuen des Parasiten rechnen sollte. Die zu inficierenden Fische befanden sich in vollständig eingerichteten Aquarien in geringerer und grösserer Zahl. Dabei zeigte es sich, dass die Aquariumsumstände für die Vermehrung des Parasiten günstig sind, wenn die Cysten oder Schwärmer vorsichtig behandelt werden. Es gelang wiederholt bei Übertragung eines einzigen grösseren, eben vom Wirt abgewanderten, noch unencystierten Individuums mit der Pipette in ein Aquarium, dessen Bewohner bei stichprobenweiser Untersuchung sich vorher als ichthyophthiriusfrei erwiesen hatten, mehrere derselben zu infizieren. Die zustande gekommenen Infektionen waren dann aber begreiflicherweise leicht, perniciose Fälle entstanden durch diese erste Folgegeneration des Parasiten nicht, wohl aber schon durch die zweite, wenn man diese sich ungestört im Aquarium entwickeln liess. Andere Versuche erwiesen, dass ein halbstündiger Aufenthalt eines Fisches in einem stark verseuchten Aquarium ausreichen kann, um eine Infektion zustande zu bringen.

In einem uncingerichteten Vollglasaquarium, das man mit Algenfäden belegt und auf eine schwarze oder eine von unten beleuchtete Unterlage gestellt hat, lässt sich verfolgen, wie die Encystierung zeitlich und mengenmässig verläuft. Sind schon sichtlich infizierte Fische im Aquarium vorhanden, so kann man fast täglich eine Anzahl abgewandelter *Ichthyophthirien* im Wasser herumschwimmen, sich niederlassen und encystieren sehen. Befinden sich viel Fische in dem Aquarium, so verzögert sich die Encystierung sichtlich. Dann kann es vorkommen, dass noch



33 Stunden nach Entfernung des Infektionsträgers (aber bei Anwesenheit uninfizierter Fische!) grosse Ichthyophthirien herumschwimmen, jedoch kam in solchen Fällen auch keine Neuinfektion zustande. Haben aber die Parasiten Ruhe um sich zu encystieren, so kann man den Verlauf an Hand von Stichproben ähnlich verfolgen wie in Entwickler- oder Uhrschenkulturen. Auf diese Weise liessen sich Zeitangaben gewinnen: Abwanderung vom Wirt 10 h, Encystierung 10,30 h, Beginn der Teilung 11 h, Ausschlüpfen der Schwärmer 19,30 h. Am folgenden Tag Stichproben an Flossen der vorher uninfizierten Versuchsfische positiv, auf einer Caudale ganz junge Infec-tanten, mit der typischen Bohrspitze, festgestellt.

In nach solcher Art, aber auch in vollständig eingerichteten Aquarien, liess sich auch nachweisen, dass, wennauch sehr selten, Schneckengehäuse als Substrat benutzt werden, ferner leicht bealgte Holzstückchen. Die Suche nach Cysten und Schwärmern auf Weichteilen von Schnecken war stets vergeblich.

Die Übertragung von Ichthyophthirien aus einem Gewässer in das andere durch Wasservögel erscheint mit nicht als ausgeschlossen; denn da Algen gerne als Substrat gewählt und diese sich um die Füsse von Wasservögeln wickeln können, ist doch wohl eine Möglichkeit gegeben.

Obleich cytologische Wahrnehmungen, wie schon mitgeteilt, dieses Mal nicht beabsichtigt waren, wurde viel Mühe auf die Ermittlung von Geschlechtsvorgängen verwendet, weil es nicht ausgeschlossen erschien, dass eine bessere Erforschung der strittigen Punkte auf diesem Gebiet zu praktischen Schlussfolgerungen für die Bekämpfung des Parasiten oder zu einer Erklärung des rätselhaft plötzlichen Auftretens in vorher augenscheinlich uninfizierten Aquarien führen könne.

Bei Aquarienfrenden ist wiederholt der Gedanke aufgetaucht, es müsse neben der fortlaufenden Infektion durch aus Teilungen entstandenen Schwärmern, die gleich wieder einen Wirt aufsuchen, noch eine intermittierte Fortpflanzungsweise geben, etwa durch Schwärmer, die sich aus Dauercysten entwickeln. Die Erklärung dafür werden wir an späterer Stelle erhalten. Es ergab sich aber damit die Frage, ob etwa Geschlechtsvorgänge nach Art der von NERESHEIMER und mir beschriebenen, für autogam erachteten nur ausnahmsweise oder periodisch auftreten und zur Bildung von Schwärmern führen, die längere Zeit ohne Wirt leben, vielleicht ein Dauerstadium durchlaufen



könnten. Deshalb wurde aufs Neue nach Geschlechtstvorgängen gesucht, zunächst solchen während der Teilungsperiode. In der Tat schien es mir wiederholt, als ob sich nach Ablauf einiger Teilungen unter den entstandenen zahlreichen Sprösslingen Conjugationen abspielten. Inmitten einer Sprösslingsmenge, die in lebhafter Bewegung ihre Lage wesentlich veränderten, sodass bisherige Nachbarn, Produkte der letzten Teilung, auseinander, vorher entfernt voneinander gelegene aber nebeneinander gerieten, schienen manchmal zwei sich eng aneinander zu legen und die Bewegungen fast ganz einzustellen. Die Objekte waren jedoch zu klein, um eine Verwechslung mit verspäteten Teilungen mit Sicherheit ausschliessen zu können. Nur eine zytologische Untersuchung hätte Klarheit bringen können.

Inzwischen haben BREINDL u. JIROVEC einerseits. HAAS andererseits die Frage, ob NERESHEIMER und ich zu Recht autogame Vorgänge oder Geschwisterbefruchtung annahmen, nochmals untersucht. Die zwei erstgenannten Autoren kamen zu einer Ablehnung, weil sie keine Stadien fanden, die als Cariogamien gedeutet werden konnten. Mehr Einzelheiten der verschiedenen Micronucleusteilungen bringt die Arbeit von HAAS. Er lässt die Frage einer Autogamie offen, konnte aber auch keine Verschmelzungsvorgänge an Micronucleen wahrnehmen. Da meine Präparate aus 1909 – 1911 infolge Ausleihens an einen im Kriege verlorenen Kollegen nicht mehr zur Verfügung stehen, konnte ich leider keine Nachprüfung vornehmen und musste mich mit einer Durchsicht der unter der scharfen Kontrolle eines R. v. HERTWIG und R. GOLDSCHMIDT zustande gekommenen Zeichnungen begnügen. Ich kann mich danach aber nicht entschliessen, das Vorkommen von Cariogamien für widerlegt zu halten, während es mir klar geworden ist, dass die Ableitung des Micronucleus aus den Abschnürungen des Macronucleus falsch war. Die Fortsetzung der Untersuchungen scheint mir deshalb sehr wünschenswert, und ich hoffe, dass der in der vorliegenden Arbeit gelieferte Beweis des häufigen Vorkommens von *Ichthyophthirius* der zytologischen Untersuchung zustatten kommen wird.

Dabei erscheint mir ein Umstand besonderer Beachtung wert. Bis jetzt ist nichts bekannt von dem Schicksal des die Cyste verlassenden Schwärmers bis zu seiner Ansiedelung auf dem Wirt. Wir wissen lediglich, dass Infektionen nicht mehr gelingen, wenn die Schwärmer längere Zeit ohne Wirt bleiben. Versuche,

solche freien Schwärmer durch Centrifugieren zu gewinnen, sind mir misslungen, aber die mir zur Verfügung stehende Laboratoriumsausrüstung war auch nicht dazu angetan, um solche Arbeit zu einem glücklichen Ende zu bringen. Beobachtungen in kleinsten Cuvetten und mit stärksten Lupensystemen mussten unterbleiben. So gelang es nicht, einen namhaften Teil der einer Cyste entschlüpften Schwärmer im Gesichtsfeld zu behalten.

Es ist ein erfreulicher Fortschritt, dass es HAAS sowohl wie BREINDL und JIROVEC gelang, mit Hilfe neuerer Färbungsmethoden, vor allem der FEULGENschen Nuclearreaktion, den Nachweis zu erbringen, dass der Micronucleus nicht, wie NERESHEIMER annahm und ich bestätigen zu können glaubte, in den Macronucleus nach Ablauf der Teilungen und im Schwärmer – bezw. jungparasitischen Stadium einwandert. Es steht nunmehr fest, dass er dem Grosskern hart, oft in einer Delle aufliegend erhalten bleibt. Somit darf nicht mehr angenommen werden, dass das spätere parasitäre Stadium ohne Geschlechtskern sei und schon deshalb darin keine Geschlechtsvorgänge zu erwarten seien. Noch bevor mir dies bekannt war, habe ich auch nach Conjugationen auf dem Wirt gesucht. So vielfach auch mehrere Individuen in einer Epithelhöhle gefunden wurden, kein Bild deutete auf Geschlechtsvorgänge, und es dürfte, da niemals in Teilung begriffene Micronuclei bei dem parasitären Stadium nachgewiesen sind, schon an sich unwahrscheinlich sein, dass in diesem Geschlechtsvorgänge stattfinden. Dies sollte jedoch kein Grund sein, auch das parasitäre Stadium einer weiteren zytologischen Untersuchung zu unterwerfen.

Die Untersuchung der Vorgänge innerhalb der Teilungscyste bot früher insofern eine gewisse Schwierigkeit, als man meist auf den Zufall angewiesen war, wenn man bestimmte Stadia zu erhalten wünschte. Erst gegen Ende meiner Versuche gelang es eine verhältnismässig sichere Methode zu ermitteln, mit Hilfe derer man einen normalen Verlauf der Teilung bis zu einem bestimmten Stadium sichern kann: Man nimmt die Cyste mit einer Pipette aus einer Kulturschale heraus und bringt sie auf einen Objektträger, legt zwei oder drei frische grüne Algenfäden so um die Cyste, dass das Deckglas nicht den mindesten Druck auf dieselbe ausübt und mikroskopiert bei hellem Licht, sodass die Algen assimilieren können. Es scheint, dass so O<sub>2</sub>-Mangel vermieden wird; denn die Teilung verläuft sehr regelmässig.

Auf diese Weise liessen sich auch feinere Vorgänge wie die Vacuolentätigkeit der Teilstücke verfolgen. Wie beim ungeteilten Individuum wandern die Vacuolen mit den Stoffwechselprodukten an die Peripherie des Teilungsproduktes, sodass sich die Cyste selbst mehr und mehr mit Faeces anfüllt, die sich der Cystenwandung anlagern. Ist die letzte Teilung abgelaufen, so verlieren die jungen *Ichthyophthirien* ihre bis dahin rundliche Form, strecken sich in die Länge und schliesslich wächst sich das eine Ende zu einer deutlichen Spitze aus. Währenddessen behält der Makronucleus noch seine runde Form und der Mikronucleus scheint als winziger runder Körper ihm hart anzuliegen. In diesem Stadium werden die Sprösslinge sehr lebhaft, wechseln ihre Plätze und schliesslich sprengen sie die Cyste, um auszuschwärmen.

#### VERSCHIEDENGRADIGE EMPFÄNGLICHKEIT VON FISCHARTEN, ALTERSTADIEN VON FISCHEN UND INDIVIDUEN FÜR DIE INFEKTION.

Immer wieder tritt in der Literatur der Aquarienliebhaber die Behauptung auf, dass es Fischarten gäbe, die unempfindlich für *Ichthyophthirius* seien. So wurde der *Rasbora heteromorpha* Dunker (Keilfleckbarbe) diese Eigenschaft zugeschrieben. Wie wenig Wert auf solche Behauptungen zu legen ist, zeigt der Umstand, dass ich auf Java unter den dort in Aquarien gehaltenen Zierfischen keine Art so häufig infiziert fand als gerade diese. Die Exemplare stammten aus Singapore, und es scheint, dass dortige Fischhandlungen wahre Zuchtstationen für *Ichthyophthirius* sind. Auch bezüglich anderer Arten habe ich die Erfahrung machen müssen, dass die angebliche Unempfindlichkeit für *Ichthyophthirius* mit den Tatsachen nicht übereinstimmt. Ich bezweifle deshalb, dass dem Misslingen einiger Infektionsversuche mit *Umbra crameri* Fitz., von dem ich früher Mitteilung machte und wovon VON PROVAZEK (1912) ausdrücklich Notiz nahm, eine Bedeutung zuzumessen ist. Nachdem inzwischen festgestellt werden konnte, dass Infektionsversuche mit ganz gesunden Fischen garnicht selten misslingen, dürfte es sich lediglich um individuelle Resistenz gehandelt haben.

Umgekehrt gewinnt man aber den Eindruck, als ob es Fischarten von besonderer Anfälligkeit gibt. Worauf das beruht, wage ich nicht zu entscheiden, vielleicht lediglich darauf, dass die

betr. Fischarten sich leicht unter für sie allgemein ungünstigen Milieumständen befinden. Dies könnte z.B. der Fall mit *Tetrodon fluviatilis* H.-B. sein, den ich sehr oft stark infiziert erhielt und der sich als ein sehr günstiges Objekt für Infektionsversuche erwies. *Tetrodon* ist aber ein Bewohner vorwiegend brackiger Zonen und wurde von mir in Süßwasser gehalten, sodass eine Konstitutionsschwächung keineswegs ausgeschlossen war. Ausserdem stammten die fraglichen Exemplare immer aus dem sehr verschmutzten Hafengebiet von Batavia, das ausserordentlich dicht mit Fischen bevölkert ist, also wahrscheinlich gute Vermehrungsbedingungen für *Ichthyophthirius* bietet.

Andere Beobachtungen machten es mir zweifellos, dass Ichthyophthiriasen vorzugsweise geschwächte Fischbestände befallen. Dies dürfte auch einer der Gründe sein, warum in Forellenzuchtanstalten bei Massenaufzucht von Setzlingen mit künstlichen Futtermitteln *Ichthyophthirius* so häufig auftritt. Ausserdem wirkt dort natürlich die Dichte des Fischbestandes ein.

Auch die Wahrnehmung vieler Aquarienliebhaber, dass Ichthyophthiriasen oft ausbrechen, wenn man tropische Fische zu kühl hält, fällt unter den Gesichtspunkt verminderter Resistenz des Wirtes, wie auch die leichte Infizierbarkeit von Fischen, die schon eine andere starke Infektion haben, z.B. mit *Dactylogyrus*, hierher gehört.

Geht schon aus dem Vorstehenden hervor, dass Brackwasserfische infiziert angetroffen werden, so nimmt es auch nicht Wunder, dass mit *Ichthyophthirius* behaftete Seefische in Batavia häufiger angebracht werden sollen. Mir gelang es zwar nicht selber in den Besitz solchen Materiales zu kommen. Ich finde aber keinen Anlass an der Richtigkeit dieser Angabe zu zweifeln. KERBERT und andere fanden schon früher in Aquarien Seefische infiziert.

Sollte es sich herausstellen, dass *Ichthyophthirius* allgemein in der See vorkommt, was freilich nur bei dichten Fischbeständen in untiefem Wasser zu erwarten ist, so würde die Auffassung von seiner Ubiquität eine weitere Stütze erhalten. In diesem Zusammenhang erscheint es auch besonders begreiflich, dass die Bekämpfung des Parasiten mit nicht gerade sehr starken Salzlösungen vielfach versagt.



VORKOMMEN DES ICHTHYOPHTHIRIUS, INFEKTIONSDICHTE  
UND INFEKTIONSVERLAUF.

Ist man sich einmal im Klaren darüber, dass der *Ichthyophthirius* in der Natur, praktisch gesprochen, in jedem Gewässer vorkommen kann, so liegt es nahe zu fragen, unter welchen Umständen und auf welche Weise es zu Seuchen kommt, die eine Menge Fische hinraffen.

Es ist im Vorangegangenen schon manches dazu gesagt worden, sodass ich mich hier kurz fassen kann mit der Bemerkung, dass nur dort, wo besonders günstige Umstände die Vermehrung des Parasiten und die schnelle Wiederansiedelung eines grossen Teiles der durch die Durchschnürungen innerhalb oder ausserhalb von Cysten zustande gekommenen Schwärmer befördern, mit einem seuchenartigen Ausbruch gerechnet werden muss. Man findet in dieser Beziehung eine Parallele mit vielen anderen ansteckenden Krankheiten und eine Bestätigung der modernen Auffassung von dem Wesen der Seuchen überhaupt. Damit ergibt sich auch, dass man neuzeitlicher Auffassung gemäss die Bekämpfung nicht so sehr in einer absoluten Abwehr durch Fernhaltung der Krankheitserreger suchen sollte als in einer Verstärkung des Resistenzvermögens der Wirte und in allgemein hygienischen Massnahmen wie Vermeidung übermässiger Intensivierung der Gewässerbesetzung.

Immerhin wird man gut tun, unnötige Infektionen zu vermeiden, und zu diesem Zwecke ist es erwünscht, den Infektionsverlauf so genau wie möglich kennen zu lernen. Der Fehler der früheren Auffassungen war, dass man sich ein zu regelmässiges Bild vom Zeitpunkt der Infektion, dem Verlauf des parasitären Stadiums, der Abwanderung, Teilung, Wiederansiedelung auf Wirten usw. machte. Man dachte es sich ungefähr so, dass ein Fisch zu einem gewissen Zeitpunkt, in Europa vorwiegend in den Frühjahrs- und Sommermonaten, durch einen oder mehrere Parasiten befallen würde. Die Möglichkeit dafür achtete man eigentlich nur gegeben, wenn in dem betr. Wassergebiet schon Ichthyophthiriasen herrschten und vorzugsweise mit der Strömung oder stromaufwärts durch die Wanderung von Fischen eine Übertragung stattfinde. Oder man setzte voraus, dass eine künstliche Einschleppung stattgefunden haben müsse. In solchen Fällen, so dachte man, brauche nur ein Sprössling auf ein Individuum eines bis dahin ganz „ichthyophthirien-

freien" Fischbestandes zu gelangen, um Ausgangspunkt einer Seuche zu werden. Da man ferner, wie schon bemerkt wurde, annahm, dass das parasitäre Stadium in der Regel eine bestimmte Dauer habe, die Geschlechts- oder Fortpflanzungsreife erst nach längerer Zeit erreicht werde, ging die weitere Vorstellung dahin, dass zu einem gegebenen Zeitpunkte eine zweite Parasitengeneration, die aber schon viel zahlenstärker sein müsse, den fraglichen Fischbestand stärker heimsuche und eine ähnlich regelmässige dritte Generation etwa jene sofort auffallenden, Fische dahinraffenden Seuchen zustande bringe.

Solche Gleichmässigkeit des Verlaufes trifft aber in der Regel nicht zu, nicht einmal unter den unnatürlich gleichförmigen Bedingungen des Experimentes. Wenn man im natürlichen Gewässer oder in einem Teich eine Infektion wahrnimmt, zeigen sich auf den verschiedenen Fischen meist ungleich alte parasitäre Stadien, ja meist deutet Habitus und Grösse der Parasiten auf einem einzelnen Fisch schon darauf hin, dass Infektionen zu verschiedenen Zeitpunkten stattgefunden haben müssen. Nun nimmt man freilich die Krankheit der Fische meistens erst wahr, wenn sie schon einen grossen Umfang angenommen hat, in der Praxis des Fischzüchters sogar meist erst, wenn ein Fischsterben eintritt. Man könnte dann annehmen, dass infolge längerer Dauer und Generationsfolge sich schon die Grenzen der einzelnen Infektionen verwischt hätten. Aber merkwürdigerweise trifft die Altersungleichheit der Parasiten auch in den meisten Fällen von früh entdeckten Ichthyophthiriasen in Aquarien zu. Selbst im Experiment kommt es meist zu nicht gleichaltrigen Infektionen, wenn man die zu inficierenden Fische einfach zu schon erkrankten setzt. Nur wenn man erstere auf ganz kurze Zeit zu letzteren fügt oder eine Infektion mit einer Cyste oder einer gleichaltrigen Gruppe von Schwärmern vornimmt, erhält man gleichaltrige Infektanten auf den Versuchsfischen. Aber sobald man bis zum Entstehen einer zweiten parasitischen Generation wartet, nimmt die Gleichaltrigkeit schon wieder ab, weil, wie ausgeführt, die Abwanderung der Individuen erster Generation zu ungleichen Zeitpunkten erfolgt, wenschon die Mehrzahl den Wirt ganz plötzlich innerhalb von 1 oder 2 Tagen zu verlassen pflegt, offenbar unter dem Drange eines Fortpflanzungstriebes oder weil das vegetative Stadium aus autochthonen oder allochthonen Gründen abgelaufen ist.

In Aquarien, wo die Lebensbedingungen für den *Ichthyoph-*

*thirus* doch offenbar geradezu ideal zu sein pflegen, ist es Tatsache, dass in der Regel jede Folgegeneration des Parasiten erheblich zahlreicher ist als die vorangegangene. Setzt man aber kleine, ganz leicht infizierte Fische in grosse Becken, dann pflegt es nicht nur in der Regel viel länger zu dauern, bis man eine Zunahme der Parasiten bemerken kann, sondern sehr oft verschwindet die Infektion scheinbar spurlos. Weniger kritische Beobachter sind dann in der Regel davon überzeugt, dass die Infektion gänzlich ausgestorben sei. Wir werden aber an späterer Stelle sehen, dass es sich dann auch um eine latente Erhaltung des *Ichthyophthirius*stammes handeln kann.

Zum Abbruch oder zur Unterbrechung einer Infektion kann es selbst in verhältnismässig kleinen Aquarien kommen. Das haben viele Untersucher zu ihrem Leidwesen erfahren, und HAAS betont, dass man sich davor schützen muss durch Vermeidung eines Wechsels in der Beschaffenheit des Wassers. Wenn man das liest, könnte man meinen, das der *Ichthyophthirius*, wenigstens während seines nichtparasitischen Stadiums, ein recht zartes Leben haben müsse. Dem steht wieder gegenüber, dass er bei Fischzüchtern so sehr gefürchtet wird. Die Widersprüche werden noch viel grösser, wenn man erfährt, wieviele Kuren der aller- verschiedensten Art die *Ichthyophthirius*krankheit beseitigt haben sollen.

Alle diese Ungereimtheiten fallen weg, wenn man gewisse Vorstellungen von der Regelmässigkeit der Fortpflanzung des Parasiten, der steten Entdeckbarkeit einer bestehenden Infektion und einer gleichbleibenden Empfänglichkeit der Wirtsfische fallen lässt.

Wie verträgt sich aber die Annahme latenten Vorkommens oder Bestehenbleibens einer Infektion unter so übersichtlichen Umständen, wie sie in kleineren Aquarien geboten sind? Ich habe bereits erwähnt, dass man das Bestehen von Dauercysten vermutet hat. Eine solche Voraussetzung erschien mir nicht notwendig. Es ist eine altbekannte Tatsache, dass *Ichthyophthirius* sich auch auf den Kiemenblättchen der Fische ansiedelt. Da ich früher Kiemeninfektionen in der Regel bei Fällen mit letalem Ausgang für den Wirt vorgefunden hatte, liess ich mich verleiten anzunehmen, dass die Kiemeninfektion das letzte Stadium einer schweren Infektion darzustellen pflege und zum Tode des Wirtes führe. Der Umstand, dass ich in Indien und schliesslich auch in Europa vereinzelt *Ichthyophthirien* an der Lippe des Fisches,

in der Mundhöhle und bei der Nachsuche auch auf äusserlich nicht sichtlich inficierten, aber Infektionsmöglichkeiten ausgesetzt gewesenen Fischen in der Kiemenhöhle sowie auf den Kiemenblättchen fand, hat mich davon abgebracht, die Kiemeninfektion als sekundär oder tertiär zu betrachten, ich erachte es nunmehr als wahrscheinlich, dass sie oft primär vorkommt, noch bevor eine äusserliche Infektion wahrzunehmen ist. Daraufhin wurden alle scheinbar uninficierten Fische, bei denen man den Umständen nach eine Infektion hätte erwarten sollen, einer Untersuchung der Mundhöhle und der Kiemen unterzogen. So stellte es sich heraus, dass Kiemen- und Mundhöhleninfektionen gar nicht so selten vorkommen. Die weiteren Untersuchungen ergaben aber auch, dass auf dem Rumpf des Wirtes angesiedelte Parasiten leichter übersehen werden, als ich früher angenommen hatte, und zwar eigentlich deshalb, weil ich immer erwartete, dass es zum völligen Auswachsen des Parasiten bis zu einer Grösse kommen müsse, wo er einem scharfen Beobachter nicht mehr entgehen kann.

Von diesen verdeckt bleibenden bis zu so schweren Infektionen, wie z.B. einer, wo ich 700 kleine Schwärmer auf einem 16 mm<sup>2</sup> grossen Stück einer Schwanzflosse zählte, oder einen anderen, wo an der fadenförmigen Ventralen eines *Trichopodus trichopterus* Lac. ein Klümpchen mit 100 jungen Schmarotzern dicht aufeinandergedrängt sass, ist es ein augenscheinlich grosser Abstand, aber eine einzige Generationsfolge des Parasiten genügt u. U. für solche Vermehrung.

#### VERSCHIEDENE WIDERSTANDSFÄHIGKEIT VON WIRTSFISCHEN GEGEN DIE EINWIRKUNG DER PARASITEN.

Bezüglich der Widerstandsfähigkeit der Wirtsfische gilt ungefähr dasselbe, was von der verschiedenen Empfänglichkeit für eine Infektion gesagt wurde: Die grösste Rolle spielt dabei das Allgemeinbefinden der Fische. Aber auch die Intensität und Dauer der Infektion sind von Einfluss. Ob auch eine verschiedene pathogene Virulenz der Ichthyophthirien besteht, konnte ich nicht feststellen. Ich habe früher gemeldet (1910), dass eine dreimalige Infektion derselben Wirtstiere nur selten gelang, sodass die Vermutung entweder einer abnehmenden Virulenz der Parasiten oder einen zunehmenden Resistenz der Fische berechtigt erschien. Eine Bestätigung der Annahme habe ich



nicht erhalten können. Das nicht selten vorkommende Versagen von Infektionsversuchen kann so viele Ursachen haben, dass allzuleicht zufällig ein späterer der wiederholten Versuche ohne Effekt bleibt. Vor allem aber war mir früher nicht klar, dass man nicht berechtigt ist, auf ein totales Misslingen einer Infektion zu schliessen, wenn man in den ersten Wochen nach der Versuchsanstellung äusserlich am Fisch nichts wahrnehmen kann. Erst nach Verlauf einiger Zeit und unter Umständen, die eine automatische zweite Infektion durch die darauf folgende Generation der Parasiten hervortreten lassen, darf man einen Schluss ziehen.

Ob die oben erwähnten Fälle latent bleibender Infektionen auf einer besonderen Widerstandsfähigkeit der Fische beruhen können, bleibe dahingestellt. Man darf wohl annehmen, dass stille Infektionsträger keine schwächlichen Fische sind. In dieser Beziehung ist der Ausfall von Versuchen interessant, wobei ich zu gleicher Zeit in mangelhaft erwärmten Aquarien tropische und einheimische Fische infizierte. Die letzteren, *Phoxinus laevis* Ag., erwiesen sich so schwach infiziert, dass es erst nach Verlauf von etwa 2 Monaten gelang, einzelne Parasiten auf dem Rumpf festzustellen. Die tropischen Fische verrieten dagegen bald eine starke Infektion und erlagen teilweise einer darauf folgenden. Die Ellritzen schienen nach einiger Zeit gänzlich parasitenfrei und blieben das mehrere Monate lang, bis wieder eines Tages einzelne Ichthyophthirien zu sehen waren. Inzwischen waren sie wiederholt von einem uneingerichteten Vollglasaquarium in das andere gesetzt, aber eine Neuinfektion von aussen her war ausgeschlossen gewesen. Es ist also anzunehmen, dass ihre eigene Resistenz und die Umstände zusammen bewirkt haben, dass die ursprüngliche Infektion latent erhalten blieb.

Solche Fische konnten auch als „stille Parasitenüberträger“ benutzt werden. Wurden sie mit anderen Fischen zusammengesetzt, denen bezüglich der Temperatur kein Optimum geboten wurde, so brach bei letzteren eine heftige Ichthyophthiriasis aus.

Man erhält also im Ganzen den Eindruck, dass von der Virulenz der Fische in hohem Masse die Infektionsmöglichkeit, der Verlauf der Infektionen und die Dauer und Intensität einer Seuche abhängen.

Dies wurde auch dadurch bestätigt, dass bei Mischinfektionen ein besonders pernicioser Verlauf der Krankheit eintrat. Bei der eingangs erwähnten grossen Seuche auf Java z.B. gab es vielfach Mischinfektionen mit *Dactylogyren* und *Gyrodactylen*,

beides Trematodenarten. Die Fische waren oft über und über mit Parasiten bedeckt, das Epithel und die Flossen zerfetzt. Sehr auffällig war, dass die mit *Ichthyophthirius* behafteten, ihrem Ende nahen Fische sehr viel Vermehrungsstadien der Trematoden aufwiesen, während man bei sonst gesunden, einige Trematoden beherbergenden Fischen oft vergeblich danach sucht. Diese Zustände wurden später auch experimentell erzeugt, indem Fische aus Beständen, die bei Stichproben stets einige Kiementrematoden zeigten, mit *Ichthyophthirius* infiziert wurden. Die vergleichende Untersuchung wies positiv aus, dass die *Ichthyophthirien* die Überhandnahme von *Dactylogyren* beförderte.

Bei Mischinfektionen mit *Gyrodactylen* fiel auf, dass die Gegend der Schuppen, wo sie in den Taschen sitzen, häufig gerötet war. Da diese Erscheinungen etwas an durch Bakterien hervorgerufene Krankheiten erinnern, wurde auch auf die bekannten fischpathogenen Bakterien gefahndet, jedoch vergeblich, während *Cyclochäten* oft in grosser Zahl gefunden wurden. Man gewann aber in diesen Fällen den Eindruck, dass hier dieses Infusor lediglich sekundär auftrete. Wo es überhand nahm, schien es den perniziösen Verlauf der *Ichthyophthiriasen* zu beschleunigen, oder es war sein Massenauftreten als Folge des sich dem Ende nähernden Zustandes der Fische anzusehen.

#### DIE BEKÄMPFUNG DES ICHTHYOPHTHIRIUS.

Nach dem Vorangegangenen ist klar, dass die Auffassungen über die Bekämpfung des *Ichthyophthirius*, besonders die prophylaktische, einer gewissen Abänderung bedürfen.

In der Annahme, dass der Parasit eigentlich nur dort vorkomme, wo sichtbare Krankheiterscheinungen von ihm hervorgerufen werden, glaubte man durch äusserste Vorsicht in der Vermeidung von Einschleppungen und Einschwemmungen genügend prophylaktisch arbeiten zu können.

Einschleppungen durch andere Fische meinte man verhüten zu können, wenn man keine fremden Fische ohne Durchsicht auf *Ichthyophthirius* einem gesunden Bestande einverleibte. Vorsichtige Fischzüchter taten ein Übriges, indem sie fremde Fische einer kurzen Quarantäne unterwarfen, bevor sie dieselben mit ihren eigenen in Berührung brachten.

Es hat sich nunmehr gezeigt, dass eine Quarantäne, soll sie wirklich alle Gefahr ausschliessen, lang genug dauern muss, um

das Entstehen einer Besiedelung der Fische mit Infectanten aus einer weiteren Generation verfolgen zu können. In Indien dürften dafür 2 bis 4 Wochen ausreichen, in Europa aber erst 4 bis 8 Wochen.

Wenn innerhalb dieser Fristen gar keine Krankheit wahrzunehmen ist, könnte nur eine ganz lang versteckt bleibende Infektion übersehen sein, was aber nur wenig wahrscheinlich ist.

Eine der in Teichwirtschaften üblichen Methoden, um Einschwemmung von *Ichthyophthirius* durch den Wasserstrom zu verhüten, besteht in der Wahl des Platzes für die Teiche nahe dem Quellgebiete. Man rechnet dann damit, dass flussoberschhalb keine Ichthyophthiriasen entstehen können. Aus dem gleichen Grunde vermeidet man nahe Nachbarschaft mit anderen Teichwirtschaften. Aber in so dichtbevölkerten Gebieten wie Java sind solche prophylaktischen Massnahmen in der Regel ausgeschlossen. Man kann dort dem Nachbar meist nicht aus dem Wege gehen.

Eine andere prophylaktische Massnahme ist, jedem Teich eine eigene Wasserzufuhr zu geben, d.h. eine sogen. Parallelschaltung der Teiche am Wasserlauf, keine Hintereinanderschaltung, die das Wasser von einem Teich in den anderen führt, vorzunehmen.

Es ergibt sich nunmehr die Frage, ob solche, natürlich nicht nur wegen der Ichthyophthiriasen, sondern allgemein wegen ansteckender Krankheiten der Fische getroffene Teichanordnung hinsichtlich der Ichthyophthiriasen zwecklos erscheint. Ich will nicht so weit gehen, dies zu bejahen. Es wird immer von der verfügbaren Wassermenge abhängen, ob die Parallelschaltung der Teiche Vorteil bietet. Bei reichlichem Zufluss wird es entschieden günstig sein, wenn etwa im Teich entstandene Schwärmer mit dem Wasserstrom entfernt werden und nicht in andere Teiche geraten. Ist aber das Wasser an sich schon knapp, so läuft man Gefahr, durch Verteilung des Zustroms auf mehrere Teiche die Lebensbedingungen für die Fische so zu verschlechtern, dass sie an sich schon anfälliger für eine Infektion werden und schneller zu Grunde gehen. Ist man bei knappem Wasser darauf angewiesen, die Teiche hintereinanderschalten, dann kann noch eine durch Gefäll erhöhte Strömungswirkung das Hindurch- und Hinausspülen etwaiger *Ichthyophthirius*-Schwärmer begünstigen.

Noch wichtiger als die Art der Teichanlage ist das Mass

der Besetzung. Als wichtigsten Teil der Prophylaxe gegen Ichthyophthiriasen wird man die Vermeidung von übermässiger Besiedelungsdichte der Teiche anzusehen haben. Dieser Satz gilt umsomehr, als jede Verzögerung des Fischwachstums, die durch übermässige Teichbesetzung hervorgerufen wird, eine Verlängerung der Fischproduktionsperiode bedeutet. Die Infektionsmöglichkeit nimmt also durch die längere Dauer der Aufzuchtperiode der Fische zu. Eine besonders verhängnisvolle Rolle kann die Wachstumsverzögerung in der Jugend der Fische spielen, weil die Jungfische der friedfertigen Arten in Schwärmen bei einander stehen und in Fischzuchtanstalten aus betriebstechnischen Gründen gerade die jungen Jahrgänge in grosser Zahl zusammengehalten werden. Auch bieten die jüngeren Fische dem Anprall einer starken Infektion weniger Widerstand als die älteren.

Für die Tropen ergibt sich hinsichtlich der Prophylaxe noch die Frage, ob man den Schäden einer durch Trockenheit um sich greifenden Ichthyophthiriasse vorzubeugen vermag. Der naheliegende Weg wäre, bei Trockenheit zu einer Verminderung der Teichbesetzungen überzugehen. Das wird sich aber in der Praxis meist nicht durchführen lassen, da etwa aufgespeicherte Wasserreserven von der Landwirtschaft benötigt sein werden. Es bleibt deshalb nur übrig, die Aufsicht durch Sachverständige zu verschärfen, damit unnötige Verschleppung der Krankheit durch den Handel mit inficierten lebenden Fischen vermieden wird. U. U. käme noch eine Schliessung von Leitungen, die Schwärmer von Teich zu Teich übertragen können, in Frage.

Ist einmal eine *Ichthyophthirius*seuche schon ausgebrochen, was leider meist erst an einer starken Sterblichkeit unter den Fischen gemerkt wird, dann ist es von grösster Wichtigkeit, dass schnellstens mit Bekämpfungsmassnahmen eingegriffen wird. Schon die Verzögerung um einige Stunden kann einer neuen *Ichthyophthirius*generation zur Verbreitung verhelfen.

Die Bekämpfungsmethoden lassen sich in zwei Gruppen einteilen, biologische oder medizinlose und medizinelle. Jemehr ich Gelegenheit hatte, Ichthyophthiriasen in der Teichwirtschaft oder in Zierfischbeständen von Aquarienpflegern zu bekämpfen, desto entschiedener fand ich meine alte Auffassung bestätigt, dass in der Praxis der Fischzucht im Grossen nur die Methoden der ersten Gruppe in Frage kommen. Das alte, schon von HOFER (1901) empfohlene Mittel, die Fische in stark strömendes Wasser zu bringen, damit jede neu entstehende Gene-



ration der Parasiten dorthin geschwemmt werden könne, wo sie weniger Aussicht hat, Wirte zu finden, habe ich immer wieder bewährt gefunden. In einigermaßen stark strömendem Wasser sind die Schwärmer nicht imstande Reinfektionen der Fische hervorzurufen, sodass die Aussicht auf Rettung des Fischbestandes in allen Fällen, wo die Krankheit zeitig genug bemerkt wird, vorhanden ist. Von mehreren Salmonidenzuchtanstalten ist mir bekannt, dass dort in jedem Sommer *Ichthyophthirius* auftritt. Die Züchter greifen dann zu den tiefen Einsätzen von Eierbrütungskästen des SCHUSTERSchen Typs (s. BUSCHKIEL, 1931). Sie hängen diese in einen Bachlauf und bringen die Krankheit damit sofort zum Stillstand. Die Dauer der Kur hängt vom Alter der jüngsten Infektanten und von der Wassertemperatur ab. Es kann 2 bis 3 Wochen, ja noch länger dauern, bis keine Parasiten mehr auf den Fischen wahrgenommen werden. Aber auch danach ist noch schärfste Kontrolle am Platze. Alle Fische, die durch Reiben gegen Boden, Steine oder Pflanzen veruraten, dass sie einen Reiz beseitigen wollen, sind noch als infektionsverdächtig zu betrachten; denn es besteht eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, dass sie noch in der Mundhöhle oder auf den Kiemen Parasiten beherbergen.

Handelt es sich bei einem Seuchenausbruch um Fischarten, die wenig anspruchsvoll in Bezug auf den Sauerstoffgehalt des Wassers sind, etwa Karpfen, so kann man nach demselben Prinzip noch auf andere, keine Wasserströmung benötigende Weise vorgehen. Man verbringt die Fische in Behälter wie Reusen, Fischkästen, Netze, die man in Wasserbassins einhängen kann. Von letzteren muss man mindestens zwei zur Verfügung haben. Binnen je 12 Stunden werden die Fische von dem einen Behälter in den anderen gebracht, samt ihrem wasserdurchlässigen Käfig, sodass sie von den Nachkommen der inzwischen abgewanderten Parasiten nicht mehr erreicht werden können. Während der Benutzung des einen Bassins lässt man das andere leer laufen und womöglich austrocknen, damit alle Teilungscysten vernichtet werden. Desinfizierung mit gebranntem Kalk empfiehlt sich weniger, weil danach eine sehr gründliche Durchspülung des Beckens erfolgen muss, damit die Fische nach der Wiedereinbringung nicht vergiftet werden. Steht eine Serie von Bassins zur Verfügung, sodass die Wiederbenutzung der einzelnen erst nach mehr als etwa 70 Stunden zu erfolgen braucht, so braucht man überhaupt keine Reinigung oder

Austrocknung vorzunehmen, da man damit rechnen kann, dass inzwischen die Schwärmer wegen Wirtsmangels zu Grunde gegangen sind. In diesem Zusammenhang sei auch auf die eigentlich selbstverständliche Tatsache hingewiesen, dass die einfachste Befreiung von Teichen vom *Ichthyophthirius* in der Entfernung aller Fische für etwa 70 Stunden oder mehr besteht.

Dem Prinzipie nach ist dasselbe Verfahren schon in früheren Jahren durch ROTH (1908) für Aquarienliebhaber empfohlen worden. Es lässt sich besonders gut für tropische Fische anwenden, weil seine Wirksamkeit durch Erhöhung der Wassertemperatur und die dadurch hervorgerufene Beschleunigung des Entwicklungsganges der *Ichthyophthirien* verstärkt werden kann. Man kann dann mit etwa 7 einfachen, uneingerichteten Vollglasaquarien gut auskommen. Es gibt im Aquarienhandel Einhängkästchen aus durchlochtem Celluloid, mit Hilfe derer man das Umsetzen der Fische sehr schonend vornehmen kann. Man hat dann aber mit der Möglichkeit zu rechnen, dass sich einzelne Individuen des Parasiten auf den Flächen zwischen den Löchern der Celluloidwandung festsetzen, und tut deshalb gut daran, sich zweier solcher Kästchen wechselweise zu bedienen.

Fast noch einfacher ist es, wenn man mit Hilfe von Drahtbügeln einen Glas- oder Celluloidzylinder, etwa eine grosse Pulverflasche nimmt, die gross genug ist, um die erkrankten Fische zu beherbergen. Diese Flassche wird seitlich so in ein uneingerichtetes Vollglasaquarium gehängt, dass sie wagerecht liegend mit einer Hälfte zum Wasser herausragt und durch eine der Aquarienscheiben abgeschlossen wird. Mehrere Male binnen 12 Stunden wird sie um eine halbe Drehung gewendet, sodass die vorher untergetaucht gewesene Hälfte samt den daran angesiedelten Cysten ins Trockene gerät und letztere austrocknen. Nun hat man freilich auch mit etwaigen freien Teilungen zu rechnen, aber allem Anschein nach spielen sie keine Rolle für Reinfektionen. (s. BUSCHKIEL, 1936).

Es sind schon früher eine Anzahl anderer Verfahren ausgedacht worden, die alle darauf beruhen, den Schwärmern das Auffinden von Wirten unmöglich zu machen. Einige Erfindungsgabe genügt, um den Gedanken in einer für den speziellen Fall geeigneten Weise auszubauen.

Als das Allereinfachste erwies sich die Verwendung sehr stark veralgter Aquarien. Ohne Wasserwechsel gelang es manchmal,

neue Infektionen der Fische zu verhindern, wenn die Beckenwände mit einer dicken Schicht watteähnlicher Algen überzogen waren. Als sicheres Verfahren darf man dieses jedoch keineswegs betrachten, denn es beruht lediglich auf der Möglichkeit, dass sich die Schwärmer in den Algenwatten verfangen; eine Notwendigkeit dafür besteht nicht.

Es ist eigentlich merkwürdig, dass die biologischen Verfahren zur Bekämpfung der *Ichthyophthiriasen* gerade in den Kreisen der Aquarienliebhaber wenig versucht werden. Offenbar ist die Vorstellung, dass man Parasiten mit Giften zu Leibe gehen müsse, so eingewurzelt oder die Fortpflanzungsgeschichte des *Ichthyophthirius* noch so wenig bekannt, dass man meint, ohne Medizinen nicht auskommen zu können.

MELLEN (1928) gibt eine Übersicht von Methoden, die für die Bekämpfung des *Ichthyophthirius* angewendet wurden. Diese Übersicht ist tabellenförmig und stellt das Ergebnis einer mit Hilfe von Formularen veranstalteten Rundfrage dar. Von den 24 angegebenen Behandlungsverfahren beruhen 17 auf Medizinen, während 7 mal rein biologisch vorgegangen wurde. Als Bekämpfungsmittel wurden gebraucht: Mercurochrom, Aluminiumsulfat, Ammoniak, Kochsalz, Methylenblau, Eosin, Formalin u.a. Angeblich haben die meisten Mittel Erfolge gezeitigt, aber die Angaben überzeugen nicht immer, weil sich nicht erschen lässt, wie die Wirkung des Mittels kontrolliert wurde. Ausserdem ergibt sich, dass die Medizinen oft im Verlaufe einer Kur verwendet wurden, bei der das Verschwinden und Ausbleiben des Parasiten auch anders als durch die Wirkung der Medizin erklärt werden kann. In einem Fall (Untersucher: PRYTHERCH und MELLEN) sollen „Tadpoles and salt“, also Kaulquappen und Salz, wirksam gewesen sein. Aber in einer folgenden Rubrik der Tabelle wird angegeben, dass die Fische auch in stark strömendes Wasser gesetzt wurden! Trotz aller Skepsis bezüglich einer Vorliebe von Kaulquappen für *Ichthyophthirien* habe ich mit den Larven einiger europäischer Lurcharten Versuche angestellt, aber unter ihnen keinen *Ichthyophthirius*-fresser angetroffen. Mir kommt es auch sonst nicht gerade wahrscheinlich vor, dass Kaulquappen Jagd auf die winzigen Schwärmer machen; dass sie aber die Parasiten unter dem Epithel der Fische wegholen sollten, erscheint mir noch unmöglicher. Blicke also ein Verzehren des abgewanderten Stadiums einschliesslich der Cysten übrig. Sollte es in Amerika Kaul-

quappen geben, die das tun, so ergäbe sich ein neuer Fortschritt in der biologischen Bekämpfung.

In der MELLENSchen Tabelle sind auch einige längst nicht mehr gebräuchliche Mittel aufgezählt. So Ammoniaklösungen. Vor ihrer Anwendung sollte gewarnt werden, weil noch nicht ganz klargestellte Umstände zu einer sehr giftigen Auswirkung auf Fische führen. Nicht genannt ist in der MELLENSchen Tabelle das Chinin, das gegenwärtig in Europa als das beste medizinelle Mittel gegen *Ichthyophthirius* gilt. Von BOECKER (1921) wurde darauf hingewiesen dass China-Alkaloide für die Bekämpfung des *Ichthyophthirius* in Frage kämen. Er nannte Chinin, Eucupin und Vuzin, insbesondere empfahl er das Eucupin, das schon in einer Konzentration von 1 : 100 000 Infusorien töte, im Aquarium aber auch in einer Verdünnung 1 : 26000 auf Schnecken lähmend wirke. Von Heilungsversuchen an mit *Ichthyophthirius* behafteten Fischen berichtet BOECKER jedoch nicht. JUNG (1931) ging von der Erwägung aus, dass ein Mittel zu wählen sei, das schon in kleinster Dosierung bei Daueranwendung tödlich auf die Parasiten einwirke, ohne dem Wirt zu schaden. Er wählte Chinin in den sauren Verbindungen des salzsauren Chinins. Chininum bihydrochloras =  $C_{20}H_{24}N_2O_2 \cdot 2HCl$ , und des schwefelsauren Chinins, Chininum bisulfuricum =  $C_{20}H_{24}N_2O_2 \cdot SO_4$  und erzielte schon befriedigende Wirkungen bei einer Konzentration von 1 : 100 000. Als praktisches Rezept empfahl JUNG, in der Apotheke eine Stammlösung von 1 g des sauren salzauren Chininsalzes auf 250 g Wasser frisch anfertigen zu lassen und z.B. auf ein 100 l Wasser fassendes Aquarium diese ganze Stammlösung zu verwenden. Während die Ichthyophthirien durch ein wochenlanges Dauerbad in dieser Lösung zugrunde gingen, würden die im Aquarium befindlichen Wasserpflanzen nicht geschädigt.

Während manche Nachfolger mit diesem Verfahren Erfolg hatten, wurden andere enttäuscht. Unter letzteren mögen viele gewesen sein, die das Rezept nicht genau befolgten, aber dass die Methode nicht immer zum Ziele führe, erfuhr ich selber auch. Da JUNG keinerlei Angaben über die Art der Einwirkung des Chinins auf den *Ichthyophthirius* machte, wurde von mir von 1931 ab die Wirksamkeit einer Chininum bihydrochloras-Lösung 1 : 100 000 nachgeprüft. Das parasitierende Stadium erwies sich als in den weitaus meisten Fällen überhaupt nicht beeinflussbar, wohl aber gewann ich den Eindruck, dass die Encys-



tierung und Teilung geschädigt würden. Bei längerer Einwirkung wurden auch Schwärmer getötet, jedoch nicht durchweg. Selbst die doppelte und dreifache Konzentration wirkte nicht immer sicher. Dasselbe oder vielleicht noch unsicherere Ergebniss brachten Lösungen von neutralem Chininum hydrochloricum ( $C_{20}H_{24}N_2O_2HCl + 2 H_2O$ ). Von einer Dauerwirkung konnte in vielen Fällen keine Rede sein, denn schon am Tage nach dem Einbringen der Lösungen in die Aquarien liess sich manchmal kein Chinin mehr nachweisen. Erst als ich zur Ansäuerung des Mediums übergang, indem ich das pH des Aquariengewässers durch Hinzutropfen von HCl auf 6-6,5 herabdrückte, wurde die Chinineinwirkung regelmässiger. Es blieben aber Versager bestehen, besonders bei Fischen mit sehr dicker Epidermis wie *Tetrodon fluviatilis* H.-B. und *Osphromenus gorami* Lac. Schliesslich ergab sich eine Konzentration von 3 : 100000, auch bei Anwendung des neutralen Chininsalzes, als praktisch ausreichend, jedoch pflanzenschädigend, sodass eine Überbringung der Fische in uneingerichtete Vollglasaquarien und zweiwöchige Bade-dauer in leicht saurem Milieu zur festen Behandlungsmethode wurde.

Nach dem Mitgeteilten nimmt es nicht Wunder, dass die Berichte der Aquarienliebhaber über die Einwirkung des Chinins ungleich lauten. JOHÄNNTGEN (1934) rühmt es sehr, LODERSTEDT (1934) und andere hatten mitunter Misserfolge. Diese führte letzterer auf starken Calciumgehalt des Wassers zurück, während DIESING (1934) organische Bindungen des Chinins im Aquariengewasser dafür verantwortlich machte. Viele Berichte lassen sofort erkennen, dass mit ungenügender Genauigkeit vorgegangen wurde. Manche „Erfolge“ mögen überhaupt nicht auf in Lösung gegangenes und gebliebenes Chinin zurückzuführen sein, da ja keineswegs selten der *Ichthyophthirius* auch ohne Behandlung im Aquarium ausstirbt. Aber selbst dann, wenn man voraussetzt, dass das Chinin wohl in Lösung übergegangen und geblieben sei, bleibt die Frage offen, ob die Einwirkung des gelösten Chinins unter allen Umständen die gleiche ist. Da Eiweisse die Reaktionsweise des sauren bzw. alkalischen Milieus, in dem sie sich befinden, anzunehmen pflegen, wäre es denkbar, dass die bessere Wirkung des Chinins im sauren Wasser auf einer Ansäuerung des Eiweisses der *Ichthyophthirien* beruht.

Zusammenfassend darf man wohl sagen, dass bei Anwendung der schwachen Dosierungen des Chinins mit Sorgfalt und Kennt-

nis vorgegangen werden muss. Z.B. ist es nicht angängig bei Ansetzen einer konzentrierten Stammlösung ausser Acht zu lassen, wieviel Prozent wirksames Chinin das verwendete Chininsalz enthält.

SCHÄPERCLAUS (1934) stellte fest, dass bei 20° C Wasserwärme sich eine absolut tötliche Wirkung auf die abwandernden, also nicht mehr in der Haut des Fisches geschützten *Ichthyophthirien* erzielen liesse

bei 1 g Chininsulfat in	1 l Wasser in	26 Minuten,
„ „ „ „ „ „	10 „ „ „	45 „ „
„ „ „ „ „ „	50 „ „ „	200 „ „
„ „ „ „ „ „	100 „ „ „	420 „ „

Leider macht SCHÄPERCLAUS keine näheren Angaben über die Einwirkung der konzentrierten Chininlösungen auf einzelne Fischarten und deren Jugendstadien, sondern teilt nur mit, dass „für gewöhnlich eine Lösung von 1 g Chininsalz in 10 l Wasser“ verwendet werde, eine Konzentration, die m.E. für kleine Aquarienfische aber viel zu stark zu sein pflegt und für diese durch Lösungen von 1-3 g: 100 l zu ersetzen ist.

Die Anwendung des Chinins in starken Lösungen nach SCHÄPERCLAUS kann dort zu empfehlen sein, wo die obengenannten biologischen Bekämpfungsmethoden aus irgend einem Grunde nicht anwendbar sind. Gegenüber dem JUNGschen Verfahren hat es den Nachteil, dass es ein Baden der Fische in besonderen Becken notwendig macht, ein Nachteil freilich, dem eine grössere Sicherheit des Erfolges gegenübersteht. Dort, wo es durchaus unerwünscht ist, die Behausung der inficierten Fische zu wechseln, kann man aber wohl immer auch mit schwachen Lösungen zu einem guten Ergebnis kommen, wenn man mit den Bindungsmöglichkeiten des Chinins genügend rechnet. Man wird zu diesem Zweck die schwachen Bäder nach der ursprünglichen JUNGschen Vorschrift oder etwas konzentrierter öfters in Abständen von etwa  $\frac{1}{2}$  bis 1 Woche wiederholen oder aber noch einige Wasserwechsel einschalten, um das medizinelle mit dem biologischen Verfahren zu vereinigen. Wenn man man sich gut Rechenschaft von dem Zeugungskreis des *Ichthyophthirius* gibt, wird man wohl in den meisten Fällen auf die eine oder andere Weise zum Ziele kommen.

Kurz vor Abschluss dieser Arbeit wurde mir ein nenes Praeparat unter dem Namen „Ichto-Chinin-Weil“ zur Prüfung zu-

gestellt. Es handelt sich hierbei um zu 0,75 g dosierte Pulver mit Chininphenylcinchonate, die nach Vorschrift der Fabrik in 25 l Wasser derart aufzulösen sind, dass eine solche Dosis erst „mit etwas warmen Wasser angerührt und unter leichtem Umrühren dem Aquarienvasser (etwa 25 l) zugesetzt“ wird. Das Präparat ist jedoch wesentlich schlechter löslich als die oben genannten sauren Chininsalze, wenigstens in alkalisch und neutral reagierendem Wasser. Die Wirkung des Bades auf das parasitierende *Ichthyophthirius*-Stadium erwies sich in 1-48 Stunden als negativ, auf das abgewanderte Stadium binnen 4 Stunden gleichfalls als negativ, die Encystierung nicht absolut verhindernd, während das Schwärmerstadium in ähnlicher Weise aber sicherer angetastet zu werden scheint wie es von den sauren Chininsalzen oben dargelegt wurde. Bei doppelter Dosierung tötete „Chinin WEIL“ stets alle Schwärmer ab. Die Versuche werden fortgesetzt.

Zum Schlusse sei noch einer chemischen Bekämpfungsmethode gedacht, die seit Jahrzehnten von der fischereibiologischen Versuchsstation zu München angewendet wird. Sie besteht darin, dass man in einem Behälter durch Einbringen von erheblichen Kochsalzmengen eine Bodenschicht von hoher Konzentration herstellt. Diese Schicht wird durch Drahtgaze abgedeckt, sodass sie nicht von den zu behandelnden Fischen aufgewirbelt werden kann. Die den Fisch verlassenden Parasiten geraten in die Gefahr beim Niederlassen zur Encystierung in der starken Salzlösung umzukommen.

In diesem Verfahren hat man also eine Verbindung der biologischen mit der chemischen Bekämpfungsweise. Auch diese Kombination beruht auf der Erkenntnis, dass es noch nicht gelungen ist ein Mittel zu finden mit dem man dem parasitierenden Stadium des *Ichthyophthirius* beikommen kann, ohne den Fisch zu schädigen.

Der allerwichtigste Gesichtspunkt ist und bleibt zur Zeit noch, dass die Bekämpfung auf Verhinderung der Vermehrung des *Ichthyophthirius* durch Neuinfektion von Fischen eingestellt sein muss. Andererseits kann man aber u. U. die schädliche Einwirkung der Parasiten auf dem Fisch dadurch abkürzen, dass man ihre Entwicklung und Abwanderungsreife durch Wärme beschleunigt.

Während der Drucklegung der vorliegenden Arbeit erschien ein Bericht von SCHÄPERCLAUS (1936) über die Anwendbarkeit

von Chinin – und anderen Bädern zur Bekämpfung einzelliger Hautparasiten bei Fischen mit einigen für die Behandlung von Ichthyophthiriasen wichtigen Ergebnissen, worauf anhangsweise hier eingegangen sei.

SCHÄPERCLAUS wendet sich dagegen, dass man der verschiedenen Löslichkeit der Chininsalze eine unterschiedliche Wirkung zuschreibe, weil bei den vorgeschriebenen schwachen Badekonzentrationen auch die am schlechtesten lösliche Verbindung noch vollständig in Lösung übergehen müsse. Unerwähnt lässt er jedoch die Möglichkeit, dass schlechte Löslichkeit zu Fehlern in einer u. U. mit destilliertem Wasser angesetzten Stammlösung führen kann. Mir sind Fälle bekannt, wo Aquarienliebhaber, die ohne Recept in Apotheken Stammlösungen mit 1 g Chinin verlangten, unvollständige Lösungen erhielten, die der von Jung gegebenen Vorschrift also nicht entsprachen. Die Folge war, dass die endgültige, im Aquarium verwendete Lösung nicht dem Verhältnis 1 : 100 000 oder mehr entsprach.

SCHÄPERCLAUS bekennt sich auch in dieser neuen Arbeit als Gegner des Systems, das Medicament direkt in den Wohnbehälter der Fische zu tun, sondern empfiehlt besondere Bäder. Damit verliert aber die Chininbehandlung an Reiz für Zierfischhalter, besonders wenn *Ichthyophthirius multifiliis* in sogen. Gesellschaftsaquarien auftritt, die man sehr ungern stört.

Die Konzentration und die Temperatur des Heilbades empfiehlt SCHÄPERCLAUS so hoch wie möglich zu wählen, damit man auf schnellste Weise eine Wirkung des Medicamentes auf möglichst viele vom Wirt abgewanderte Ichthyophthirien und deren noch nicht auf den Wirtsfischen angesiedelte Nachkommen erzielt. In der Praxis des Züchters grösserer Fischarten kann der Forderung nach hoher Konzentration Rechnung getragen werden, weil man dort mit Lösungen von 1 Chininsalz, seien es Chininhydrochlorid oder Chininsulfat oder die entsprechenden sauren Verbindungen, auf 10 l Wasser arbeiten darf, ohne dass die Fische leiden. Es fragt sich nur, ob der Züchter nicht etwa aus Sparsamkeitsrücksichten eine medizinlose Kur bevorzugt. Der Salmonidenzüchter ist überdies im Nachteil, weil er keine erhebliche Temperaturerhöhung anwenden darf, also die Parasiten nicht zu beschleunigter Reifeabwanderung bringen kann.

Zierfischzüchter und Aquarienliebhaber stehen vor der Frage, bei welcher Konzentration und Wassertemperatur auf beste



Einwirkung des Chinins zu rechnen ist, ohne dass die Fische unter der Giftwirkung des Chinins zu leiden haben.

SCHÄPERCLAUS kommt zu dem Schluss, dass über 1 g eines der genannten Chininsalze nicht hinausgegangen werden sollte, während ich (s.S. 217, Mitte) 1 – 3 g : 100 l Wasser empfahl.

Nach der älteren Angabe von SCHÄPERCLAUS (s. S. 217, oben) ist die Konzentration von 1 g eines Chininsalzes auf 50 l Wasser in 200 Minuten wirksam auf die abwandernden, nicht mehr durch die Haut der Fische geschützten Ichthyophthirien. Voraussetzung ist aber natürlich, dass die Lösung 1 : 50000 wirksam wird und nicht etwa ein Teil des Chinins durch Eingehen von Verbindungen, wie sie in volleingerichteten Aquarien vorkommen können (s. oben), ausgeschaltet wird.

Nach den neuesten Ergebnissen von SCHÄPERCLAUS ist es praktisch gleichgültig für die von ihm vorgeschriebenen Bäder in besonderen Becken (nicht eingerichteten Aquarien), welcher der gen. Chininsalze man sich bedient. Eine Sonderstellung nimmt nur das „Ichtho-Chinin-Weil“ ein insofern, als der Chinin-Anteil bei diesem Praeparat niedriger ist. Ausserdem soll aber „die Phenylcinchoninsäure, die den einen Teil des Praeparats bildet, ebenfalls baktericide, also vielleicht auch Urtiere abtötende Wirkung besitzen.“ Nach Vorschrift der Fabrik sind auf 25 l Wasser 1–2 Pulver (zu 0,75 g) zu geben. Wie schon bemerkt, lieferte die Anwendung von 2 Pulvern, also  $1,5 \text{ g} : 25 \text{ l} = 6 \text{ g} : 100 \text{ l}$  Wasser die besten Erfolge. Dies lässt sich mit einer Wahrnehmung von SCHÄPERCLAUS vereinigen, wonach „3 g Pulver in 50 l“ nach 18 Stunden eine gründliche abtötende Wirkung auf freie, nicht *unter* der Fischhaut geschützt liegende Infusorien hatte.

In 100 Teilen „Ichtho-Chinin-Weil“ sind nach Schäperclaus 19 Teile Chinin enthalten gegenüber 82 Teilen Chinin in 100 Teilen neutralem, 75 im sauren Chininhydrochlorid, 73 im neutralen und 59 im sauren Chininsulfat. Nach obigem sind  $6 \times 0,19 = 1,14 \text{ g}$  Chinin auf 100 l Wasser gut wirksam (auch im besetzten und bepflanzten Aquarium) bei Anwendung von „Ichtho-Chinin-Weil“.  $2 \times 0,82 = 1,64 \text{ g}$  Chinin sind in der handelsüblichen neutralen salzsauren und  $2 \times 0,73 = 1,46 \text{ g}$  in der ebenso handelsüblichen neutralen schwefelsauren Verbindung je 100 l Lösung wirksam, während bei den von Jung besonders empfohlenen entsprechenden *sauren* Salzen  $2 \times 0,75 = 1,50 \text{ g}$  bzw.  $2 \times 0,59 = 1,18 \text{ g}$  wirken (immer nicht die von Jung, sondern die

von Schäperclaus und von mir angeratene stärkere Konzentration vorausgesetzt).

Es ergibt sich also, dass immer mehr als 1 g wirksames Chinin zur Anwendung kommt, wenn man sich an die von Schäperclaus und von mir gegebenen Vorschriften hält, und dass die Chinin-Auswirkung, ganz gleichen Effekt vorausgesetzt, dann bei „Ichtho-Chinin-Weil“ (1,14 g) am stärksten, beim neutralen Chinin-hydrochlorid (1,64 g) am schwächsten sein müsste. Aber da es sich um keinen exakten Nachweis gleichen Effektes handelt, darf man wohl nur sagen, dass die Chinin-Wirkung in den Präparaten praktisch einigermaßen gleichbleibend ist, „Ichtho-Chinin-Weil“ aber abweicht, weil zu guter Chininwirkung noch die der Phenylcinchoninsäure hinzutritt.

Die schon erwähnte schlechte Lösbarkeit von „Ichtho-Chinin-Weil“ erschien mir anfänglich als Nachteil. Es hat sich aber im Lauf weiterer Versuche herausgestellt, dass die milchige Trübung des Aquariumwassers und die Anwesenheit ausgefallter oder nicht in Lösung übergegangener Kristalle angenehm ist, weil sie anzeigen, dass eine übersättigte Lösung besteht, die wirksam sein muss. Es findet schliesslich eine Klärung statt, aber man kann diese auch durch Wasserwechsel beschleunigen.

Damit ist „Ichtho-Chinin-Weil“ ebenso wie durch die feste Dosierung für Zierfisch-Züchter, -Händler und -Liebhaber zu einem bequemen Mittel zur Bekämpfung ausgebrochener Ichthyophthiriasen wie zur Prophylaxe gestempelt. Es ermöglicht Fischverkäufern Gewähr für Nichtvorhandensein auch latenter Ichthyophthiriusinfektionen zu übernehmen, eine Tatsache, die im Fischhandel, auch im internationalen, von Bedeutung werden kann.

Käufer hätten demgemäss zu verlangen, dass die bestellten Fische zeitig genug vor der Versendung einer Kur mit Chinin zu unterwerfen sind, wenn sie es nicht etwa vorziehen, neu erworbene Fische selbst regelmässig einer Kur zu unterwerfen.

Der jetzt noch im Gange befindlichen Zunahme des *Ichthyophthirius multifiliis* könnte auf diese Weise wirkungsvoll entgegengearbeitet werden und damit auch der nicht ganz von der Hand zu weisenden Möglichkeit, dass von Aquarian, Haltern von Händlern und Fischzuchtanstalten aus Fischseuchen von wirtschaftlicher Bedeutung ihren Weg nehmen.

## SCHLUSSFOLGERUNGEN.

1. *Ichthyophthirius multifiliis* ist als kosmopolitischer Fischparasit anzusehen, der aber nur dort ernste pathologische Erscheinungen hervorruft, wo Fische nicht unter optimalen Umständen leben.

2. Latentes Vorkommen von *Ichthyophthirius multifiliis* nötigt den Fischzüchter zu einer Haltung seiner Fische, die eine Masseninfektion nicht begünstigt.

3. Durch kurzfristige Absonderung und Beobachtung neu angeschafften Fischmaterials kann man die Einschleppung von *Ichthyophthirius* in praktisch parasitenfreie Bestände nicht mit Sicherheit verhüten. Schutzquarantänen müssen mindestens 4 bis 8 Wochen dauern.

4. Auch durch Wasserpflanzen und Fischereigeräte kann *Ichthyophthirius* verschleppt werden und zwar besonders leicht das Cystenstadium.

5. Die Bekämpfung von Ichthyophthiriasen ist bei rechtzeitigem Eingreifen nicht schwierig und kann auf biologischen und medicinellen Wege erfolgen.

6. Der Verbreitung von *Ichthyophthirius*seuchen kann und sollte vorgebeugt werden.

7. Es ist bisher nur eine Art der Gattung *Ichthyophthirius* festgestellt worden. Die Aufstellung mehrerer Arten beruhte auf Ungenauigkeiten in der Beobachtung.

8. Die normale Lage des Mundes ist bei *Ichthyophthirius* subterminal.

9. Das Mundinnere ist deutlich behaart, die Einordnung des *Ichthyophthirius* bei den gymnostomen holotrichen Infusorien daher nicht unbedenklich.

## VERZEICHNIS DER BENUTZTEN SCHRIFTEN.

- BADE, E. (1923), Das Süßwasser-Aquarium, 4. Aufl., Berlin.  
 BOECKER, E. (1921), Zur Bekämpfung der Ichthyophthiriasis und ähnlicher Infektionen bei Fischen. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXII.  
 BORWIG, M. (1935), Nachdenkliches über den Ichthyophthirius. Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXII.  
 BREINDL, V. u. JIROVEC, O. (1934), Die Cytologie und Entwicklung von *Ichthyophthirius multifiliis* (FOUQUET). Zvlastni otisk z. Vost. Kral. Ces. Spol. Nank. Tr. II (V Praze).

- BUSCHKIEL, A. L. (1909), Zusatz zu den Mitteilungen von F. GROENEVELD. Blätter f. Aqu. u. Terr.-kunde, XX.
- (1910), Beiträge zur Kenntnis des Ichthyophthirius multifiliis Fouquet. Archiv f. Protistenkunde, XXI, 1.
- (1911), Einige Bemerkungen über die Ichthyophthiriuskrankheit. Allgemeine Fischerei-Zeitung, München, XXXVI.
- (1927), Von Fischkrankheiten. Badische Fischerei-Ztg, Karlsruhe, V.
- (1931), Salmonidenzucht in Mitteleuropa. Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas v. Demoll-Mayer, Stuttgart, IV, SS. 269–270.
- (1934), Vischziekten. Aquaterra, Bandoeng, I.
- (1935), Latentes Vorkommen von Ichthyophthirius. Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXII.
- (1936), Medizinlose Ichthyophthiriusbehandlung. Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXIII.
- BÜTSCHLI, O. (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle. Abhandlungen der Senckenberg. naturforsch. Ges. V, 10.
- (1883), Protozoa, Abt. III, Infusoria. Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreichs (89).
- CLEVISCH, A. (1904), Über die Bildung des Micronucleus bei Ichthyophthirius multifiliis. Dissertation Bern.
- DIESING, W. (1934), Ichthyophthirius. Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXI.
- DOFLEIN-REICHENOW (1929), Lehrbuch der Protozoenkunde. 5. Aufl., Jena.
- FOUQUET, D. (1876), Notes sur une espèce d'infusoires parasites des poissons d'eau douce. Arch. de zoologie expérimentale et générale, V.
- GROENEVELD, F. (1909), Meine Erfahrungen mit Ichthyophthirius. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XX.
- HAAS, G. (1933), Beiträge zur Kenntnis der Cytologie von Ichthyophthirius multifiliis Fouq. Archiv. f. Protistenkunde, 81. Bd.
- HILGENDORF, F. u. PAULICKI, A. (1869), Infusionstierchen als Hautparasiten bei Süßwasserfischen. Centralbl. f. d. Med. Wissensch., VII.
- HOFER, B. (1901), Die Krankheiten unserer Fische. Allgem. Fischerei-Ztg., München.
- (1904), Handbuch der Fischkrankheiten. Stuttgart.
- JOHÄNTGEN, B. (1934), Ichthyophthiriasis und Kalksteine. Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXI.
- JUNG, W. (1931), Eine neue Behandlungsart der Ichthyophthiriasis. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXII.
- KAHL, A. (1935), Urtiere oder Protozoa, in Dahl, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeressteile.
- KENT, W. SAVILLE (1882), A manuel of the infusoria . . .
- KERBERT, C. (1884), Chromatophagus parasiticus nov. gen. et nov. spec. Nederl. tijdschrift v. d. dierkunde, V, 1.
- KLINGELHÖFFER, W. (1928): Einrichtung von Aquarien- und Terrarien, Abderhaldens Handbuch der biol. Arbeitsmethoden. Berlin u. Wien.
- LA VALETTE DE ST. GEORGE (1879), Über die Feinde der Fische. Bonn.
- LIEBERKÜHN, N. (1856), Beiträge zur Anatomie der Infusorien. Arch. f. Anat. u. Physiol.
- LODERSTEDT, W. (1934), Beobachtungen bei der Bekämpfung von Ichthyophthirius. Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXI.



- MELLEN, I. (1928), The treatment of fish diseases. Zoopathologica. Scientific contributions of the New York zoological society on the diseases of animals, II, I.
- MADER, G. (1934), Wie ich den Ichthyophthirius bekämpfte. Wochenschrift für Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXI.
- NERESHEIMER, E. (1907), Zur Fortpflanzung eines parasitischen Infusors. Sitzungsber. der Ges. f. Morph. u. Phys. in München, XXIII, 2.
- (1908), Der Zeugungskreis des Ichthyophthirius. Berichte der k. b. Biolog. Versuchsstation f. Fischerei, München.
- PLEHN, M. (1924), Practicum der Fischkrankheiten. Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, I, 3, Stuttgart.
- PROVAZEK, S. v. (1912), Handbuch der pathogenen Protozoen, S.S. 844–851, Bd. I. Leipzig.
- PRYTHERCH, H. F. (1924), The Ichthyophthirius-disease of fishes of control. Document 959, Bur. of Fisheries.
- ROTH, W. (1908), Beiträge zur Kenntnis des Ichthyophthirius multifiliis. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XIX.
- (1922), Krankheiten der Aquarienfische. Stuttgart.
- SCHÄPERCLAUS, W. (1930), Brutkrankheiten und Brutaufzuchtmethoden in der norddeusch. Teichwirtschaft. Korrespondenzblatt f. Fischzüchter. Militisch.
- (1934), Fischkrankheiten. Braunschweig.
- (1934), Bemerkungen zur Wirksamkeit des Chinins, briefl. Äusserung. Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXI, S. 59.)
- (1935), Gewährmängel und Gewährfristen beim Handel mit Teichfischen. Fischerei-Zeitung, Neudamm, XXXVIII.
- (1936) Art und Anwendbarkeit des Chininbades und einiger anderer alter und neuer Bäder (Kolargol, Methylenblau, Trypaflavin, Kochsalz) zur Bekämpfung einzellicher Hautparasiten von Fischen. Wochenschrift für Aquarien- u. Terrarienkunde XXXIII.
- SCHULZE, L. (1910), Die Bekämpfung der Ichthyophthiriusseuche. Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, VI.
- STRAUSS, W. (1934), Chininanwendung gegen Ichthyophthirius. Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, XXXI, S. 59 (s. a. Nr. 39).
- STILES, C. (1893), Report on a parasitic protozoan observed on fish in the aquarium. House miscell. documents, 2d sess. 53d. long. 1893–1894. Vol. 20, Bull. of the U.S.A. Fish Commission, Vol. XIII.
- (1894), Notes sur les parasites. Compt. rend. de la Soc. d. Biol. Paris.
- WELTNER, W. (1895), Die Ichthyophthirius-Krankheit. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, VI.
- WITTMACK (1875), Beiträge zur Fischerei-Statistik d. Deutsch. Reiches. Zirkulare des Deutschen Fischerei-Vereins, Berlin. S. 189.
- ZACHARIAS, O. (1893), Über eine Ichthyophthirius-Art aus den Aquarien der biol. Station zu Plön. Festschrift z. 70. Geburtstag Leuckarts.
- (1894), Infusorien als Hautparasiten bei Fischen. Zeitschrift f. Fischeri u. d. Hilfswissenschaften, II.
- ZERNECKE, E. (1897), Leitfaden f. Aquarien- u. Terrarienfunde. I. Aufl., Berlin.



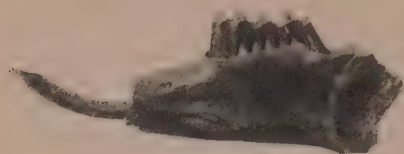


Fig. 1.

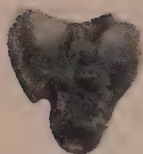


Fig. 2b.



Fig. 2d.



Fig. 2a.



Fig. 2c.



Fig. 3a.

Fig. 3b.

Fig. 3c.

Fig. 1-2. *Hypolagus brachygnathus* Kormos, Tegelen Clay.

Fig. 1. Left mandibular ramus with  $p_3-m_2$ , outer side.  $\times \frac{1}{1}$ . Coll. Zool. Museum, Amsterdam.

Fig. 2. Right tibia; a. inner side of proximal end, b. from above; c. anterior side of distal end, d. from below.  $\times \frac{1}{1}$ . Coll. Nat. History Museum, Maastricht.

Fig. 3. Skulls of *Nesolagus netscheri* Schleg. and Jent., Sumatra; coll. Nat. History Museum, Leiden. a. subadult (no. 5522), b. adult (no. 191), c. young adult (no. 5512).  $\times \frac{1}{1}$ .

A. SCHREUDER. *Hypolagus* from the Tegelen Clay; with a note on recent *Nesolagus*.

# HYPOLAGUS FROM THE TEGELEN CLAY; WITH A NOTE ON RECENT NESOLAGUS

BY

A. SCHREUDER.

ZOOLOGICAL MUSEUM, AMSTERDAM.

Only two remains of a Hare have been gathered, a few years ago, in the Tegelen Clay, viz. a left mandibular ramus with the incisor and four cheek-teeth ( $p_3-m_2$ ) in situ (coll. Zool. Mus. Amsterdam), and a right tibia the middle portion of which has been lost (coll. Nat. Hist. Mus. Maastricht). I am very indebted to the Directors of the Musea in question for entrusting the specimens to me, without restriction of time.

The jaw has been broken off anteriorly half a centimeter before the foramen mentale, and posteriorly behind the alveole of  $m_3$  (Pl. II, fig. 1).

So far as can be judged from the fragment, the jaw resembles that of *L. timidus* more than that of *L. europaeus*, the latter being more elongated (e.g. long diastema), and the axis of  $p_3$  making



Fig. 1. *Hypolagus brachygnathus*.  
Left  $p_3-m_2$ .  $\times 3$ . Tegelen.



Fig. 2. Left  $p_3$ .  $\times 3$ .  
a. *Hyp. brach.*, Tegelen;  
b. *Lepus valdarn.*, Tasso.

an oblique angle with the straight lower boundary of the ramus. In the fossil jaw and in *L. timidus* this angle is a right angle, and the base of the root of  $m_3$  forms a protuberance just within the sharply defined anterior margin of the masseterical impression at the outer side of the jaw (see figure). The fossil jaw is rather short in proportion to its height and thickness, and strength of the teeth. The incisor is notably broad and not noticeably more curved than in *L. timidus*. The radius of the curve is 18 mm.

The first glance at the enamel pattern (figs. 1 and 2a) of the anterior premolar ( $p_3$ ) reveals that we have not to do here with the genus *Lepus*, because the main outer infold does not extend



completely across the tooth, but ends about half-way. Moreover, the walls of the fold are straight, and there is no trace of an enamel infold in the front side of the tooth. The molariform teeth lack in their anterior side the broad shallow concavity limited by two ribs which occurs in *Lepus* as well as in *Oryctolagus*.

It is clearly to be seen at the inner side of isolated molariforms that the blue enamel layer is absent from two strips all along the height of the tooth, viz., along the anterior inner rib, and between the end of the main infold and the posterior rib. The quantity of cement at the outer side of  $p_3$  is considerable.

TABLE I.

Mandibular ramus.	<i>Hypolagus brachygnathus.</i>					<i>Lepus</i>	
	Tegelen	Hungary				timidus	europaeus
		1	2	3	4		
Distance for. mentale to masset. impression	21.0	—	19.2	—	—	24.0	24.5
Length of diastema . .	—	—	—	—	19.3*	19.6	23.5
Height (int.) of ramus between $p_4$ and $m_1$ .	15.1	15.2	14.7	14.7		15.4	15.9
Thickness of ramus there	5.9	6.3	6.3	5.7		5.7	6.0
Length $p_3$ - $m_2$ (crown-surface) . . . . .	14.0	13.8	13.4	14.3		15.0	14.4
i width . . . . .	3.7	—	—	—	3.2*	2.9	3.2
$p_3$ length . . . . .	3.7	3.6	3.2	3.6*		4.0	3.6
width . . . . .	3.7	3.2	3.1	3.2		3.3	3.6
$p_4$ length . . . . .	3.2	3.0	3.0	2.9		3.3	3.1
width ant. . . . .	4.0	3.6	4.0	3.6		3.9	3.9
width post. . . . .	3.1	3.2	3.2	3.3		3.2	3.2
$m_1$ length . . . . .	3.2	3.2	3.1	3.4		3.5	3.3
width ant. . . . .	3.8	3.7	3.8	3.9		3.8	3.9
width post. . . . .	3.0	2.8	2.7	2.7		3.1	3.2
$m_2$ length . . . . .	3.2	3.3	3.1	3.5		3.5	3.4
width ant. . . . .	3.9	3.7	3.6	3.7		3.5	4.0
width post. . . . .	3.1	3.1	2.6	2.9		2.9	3.2

\*) According to Dr. KORMOS (in litt.) the length of the diastema varies between 16.5 and 21 mm; the width of i between 3.2 and 4.0 mm. Length and width of  $p_3$  are very variable, e.g.  $3.1 \times 3.9$ ;  $3.2 \times 3.2$ ;  $3.8 \times 3.9$ , etc.

No satisfactory classification of the Leporidae existed when the latest edition (1928) of MAX WEBER'S „Die Säugetiere”

appeared. Therefore FORSYTH MAJOR's division into a *Caprolagus* and a *Lepus* group was followed, although WEBER terms this grouping „allerdings einigermassen künstlich." DICE (1929) made a classification of the family based on the pattern of  $p_3$  only. The advantage of this method is that nearly all fossil forms can be taken into consideration, the lower jaw being best represented among the remains of land mammals. We cannot yet judge whether this character alone is sufficient to warrant a real natural grouping.

DICE divides the Leporidae into three sub-families:

1. Palaeolaginae, the main outer infold nearly meets a strong inner infold in the middle of the tooth; Oligocene–Recent.

2. Archaeolaginae, the main outer infold extends about half-way across the tooth; inner infold absent; Oligocene–Pleistocene.

3. Leporinae, the main outer infold crosses the tooth completely; inner infold absent; Pliocene–Recent.

Later DICE (1932) described and figured a lower tooth-row of an Archaeolagine form, on the  $p_3$  of which an enamel islet at the inner side clearly shows that the inner infold had existed in a younger stage, but had been reduced by insulation of its inner portion. On the contrary, in old specimens of *Palaeolagus* he saw the pattern of *Archaeolagus* appearing on the wearing surface, the inner infold having been worn off. Quite the same process was observed by KORMOS on a  $p_3$  of his *Pliolagus bere-mendensis* from Villány where at the wearing surface, the pattern of the Palaeolaginae could be observed, and at the base of the same tooth that of the Archaeolaginae (KORMOS, 1934, fig. 1 s & t). By reason of this smooth passage in the evolution from brachydonty to hypsodonty, KORMOS considers the existence of DICE's sub-family of Archaeolaginae to be superfluous, and rightly recognizes only two sub-families of Leporidae, viz., Palaeolaginae and Leporinae.

Undoubtedly the Tegelen Hare belongs to the first-named group. However, the total absence of roots and of any islet or fold at the inner side of the tooth reveals that the primitive *Palaeolagus* cannot come into consideration here. We have to do with a modernized form of the group, namely, with the genus *Hypolagus* of which DICE (1917) gave the following definition respecting  $p_3$ : two exterior re-entrant folds neither of which

extends more than half-way across the tooth. Posterior fold much deeper than the anterior; no grooves on the inner surface of the tooth; cement well developed.

Besides from the Miocene and Pliocene of America, *Hypolagus* has been recorded from Europe. KORMOS (1934) makes mention of a wealth of remains gathered in the Villafranchian and St. Prestian faunas of Southern Hungary and Rumania. I am greatly indebted to this investigator for generously presenting me with several remains of lower jaw and tibia, so that I was able to take the measurements occurring in the Tables and to convince myself by autopsy of the complete similarity between *Hypolagus brachygnathus* and the Tegelen specimens. Also in the Forest Bed fauna of Sackdilling (Oberpfalz) a large quantity of remains of this species have been recognized (BRUNNER, 1933; KORMOS, 1934). HELLER (1936) recorded numerous remains of the species in a Lower Cromerian (Villafranchian) fauna of Gundersheim (Rheinhausen).

The germ of  $p_3$  exhibits at the unworn top a distinct though shallow incurve at the inner, as well as at the outer side, and thus ephemerally recalls the *Palaeolagus* pattern.

The tibia, (Pl. II, fig. 2) as far as preserved, much resembles that of *L. europaeus*. The proximal end is undamaged. The outer condylus has a greater relative extent than in the European hares, where both condyles have almost the same width. Of the distal extremity the malleolus lateralis has been broken off. Whether the somewhat different proportions of the ant. post. diameter and the width at the distal epiphyse of the tibia from Villány (Table II, 5) may be due to individual variation, can not be made out until the rich Hungarian material has been described.

TABLE II.

Tibia dextra.	<i>Hypolagus brachygnathus</i>		<i>Lepus europaeus</i>
	Tegelen	Villány	recent
1. Prox. epiphyse, length . . .	19.0	20.4	22.0
2. " " , width . . .	18.2	19.1	19.6
3. Distal epiphyse, length . . .	8.8	8.3	10.2
4. Max. width artic. surfaces .	12.2	12.6	13.5
5. 4 : 3.	1.38	1.51	1.32

In the Lower Cromerian fauna of Hungary *Hypolagus* is the common hare, but in Püspökföld a few specimens of true *Lepus* were also collected. Most probably the latter has dissipated the former, for in the somewhat younger fauna of Nagyharsányberg, the tables are turned and *Hypolagus* has become extremely rare.

The Val d'Arno hare is a *Lepus*, and likewise that from Perrier (see p. 236). Thus it is apparent that, as far as we know, *Hypolagus* and *Lepus* made their appearance simultaneously in the Upper Pliocene (Villafranchian, Lower Cromerian) of Europe. *Hypolagus* became extinct at the end of the Lower-Praerissian (SCHREUDER, 1936), and thus its range in Europe coincided with that of the rooted vole *Mimomys*.

#### NOTE ON NESOLAGUS NETSCHERI SCHLEGEL AND JENTINK.

In studying the literature on the Lagomorpha it struck me that the dentition of *Nesolagus*, the extremely rare Sumatra rabbit, is not sufficiently well known as yet. In the description of the type (1880), the only remark made respecting the dentition of *Lepus netscheri* is, that the incisors are very strong and broad. Later (1887) three aspects of the skull, but without further description, were published by JENTINK.

FORSYTH MAJOR (1899) included *Nesolagus* nom. nov. in his valuable study on fossil and recent Lagomorphs, a complete skeleton being present in the collections of the British Museum. His conclusion, based on the structure of the limb-bones, to the effect that this hare is „a bad runner and an occasional burrower, much less fossorial than *Caprolagus hispidus*”, was confirmed later by the biological data published by JACOBSON (1919), who succeeded in obtaining seven specimens. They were all caught by night, at a height of 600 – 1400 m, in the forests surrounding the coffee-estates on the mountain slopes in the Padang Highlands, in Korintji and in Benkoelen in Sumatra. FORSYTH MAJOR wrote nothing about the dentition, but merely gave a figure of p<sub>4</sub> (Pl. 37, fig. 17).

Owing to the lack of any description of the teeth LYON (1903) could not in every respect include *Nesolagus* in his exhaustive research on the Classification of the Hares and their Allies, no material of the species being present in the American Museums. Moreover, he was not acquainted with the figures given by JENTINK, and thus his knowledge of the skull was based upon



the description of the type, and the figure of the palatal view (anterior portion) as given by FORSYTH MAJOR.

VAN BEMMELEN (1909) made many drawings of skulls in his comparison of *Nesolagus* with the Hare and the Rabbit, and other Lagomorpha preserved in the Leiden and London Museums. He also left the dentition out of consideration.

And so did BODEN KLOSS (1919) who published the measurements of four of the skulls gathered by JACOBSON, three of which now preserved in the Leiden Museum, and one (no. 211) in the British Museum.

Even some years past DICE (1929), could not give a place to the Sumatra Rabbit in his Table of the Lagomorphs, which has been mentioned above (p. 227).

So a description and some figures of the incisors and cheek-teeth may supply a long-felt want. Some additional notes will be added respecting the skull, a series of 6 specimens of which the present writer had at her disposal, all of the collection JACOBSON in the Leiden Museum. Thanks are due to the Keeper of the collection for the loan of this valuable material.

#### DENTITION.

The dentition is relatively strong, especially the incisors. The length of the upper teeth-row (alveolar) varies between 13 and 16 mm, that of the lower between 14 and 17 mm; these measurements are but slightly larger than in the European rabbit. The width of the first upper incisor is 3 mm in the adult skulls, that of the second incisor 1 mm. The groove on the anterior surface of the first incisor, which runs nearly in the middle (fig. 3), is as little deep as it is in the rabbit, and is not filled with cement.

Only in the oldest skull of the series can a trace of cement be observed in the groove. The second incisors stand rather far from each other; they are remarkably long and thin as compared with the first and are curved outward.

The upper molariforms (fig. 4) are characterized by a very short infold, reaching about a fourth part across the tooth in young teeth, and slightly more (about two-sevenths) in the older ones; and by the absence of any crenu-



Fig. 3. *Nesolagus netscheri*. Upper incisors.  $\times 2$ .

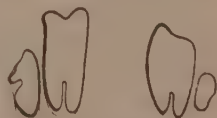


Fig. 4. *Nesolagus netscheri*.  $P^2-P^3$  and  $m^2-m^3$  sin.  $\times 3$ .

lation of its walls. The latter feature *Nesolagus* shares with the American *Brachylagus* only, in which the fold extends, however, as far as the middle of the tooth.

The first upper tooth ( $p^2$ ) shows on the anterior face a main infold in the middle and a shallow one at the outer side of this. In *Brachylagus* only the main fold is to be seen, but in all other living Leporidae two shallow folds occur, one on each side of the main one. The outgrowth of the inner of these three folds, as far as to cross the tooth transversely for a greater or lesser portion effects the molarisation of the premolar.

This process in different species of extinct Lagomorpha has been beautifully demonstrated by FORSYTH MAJOR (1899). The total lack of the inner fold in  $p^2$  of *Nesolagus* and *Brachylagus*, and its shortness and straight walls in the molariforms, are primitive characters and recall *Prolagus oeningensis* and *Palaeolagus* (FORSYTH MAJOR, Pl. 36, figs. 21 and 36), „certainly the forerunner of *Lepus*." In *Lepus nigricollis* Cuv., on the other hand, modernisation of the anterior premolar has made the greatest progress for it shows occasionally (FORSYTH MAJOR p. 464) a lengthened, cre-nulated inner fold. Another proof of the high degree of evolution attained by the dentition of this species may be seen in the fact that an adult skull belonging to a skeleton from Java, in the Zoological Museum at Amsterdam, lacks the posterior molar on both sides. In *Nesolagus* this tooth is a slightly compressed cylinder; in a younger stage the inner half of the posterior face is somewhat concave (fig. 4).

In the lower molariforms (fig. 5) the posterior portion has a



Fig. 5. *Nesolagus netscheri*. a.  $p_3$  dext., aged (no. 218); b.  $p_3$  and  $m_2$ - $m_3$  dext., young adult (no. 5512).  $\times 3$ .

side-to-side diameter about two-thirds of that of the anterior portion. In this respect *Nesolagus* stands between *Brachylagus* where this ratio is not quite one-half (MILLER, 1900), and the other Leporidae, where it is about four-fifths.

The first lower tooth ( $p_3$ ) is divided by the long external infold into a simply-shaped anterior portion and a posterior one which, by a well-marked posterior inner corner, looks more molariform than it does in *Lepus*, *Oryctolagus*, *Hypolagus* (fig. 2), etc., where this corner is distinctly rounded off. In the oldest skulls (fig. 5a)

a wide infold occurs only on the outer surface of the anterior portion, just as in *Brachylagus*. In young teeth (fig. 5*b*), such a concave curve is present also on the inner surface. There is no trace of an infold on the front side of the tooth. A similar undivided anterior column of  $p_3$  has not been found in any other living Leporid, *Brachylagus* excepted; it is characteristic of the extinct genera *Palaeolagus* and *Hypolagus*.

The posterior lower molar has the common form of a double cylinder; it is rather strong as compared with the adjacent molar.

In the simplicity of the dentition *Nesolagus* is surpassed only by the much smaller genus *Brachylagus* which is restricted to the Great Basin region of western North America. Aside from this the two genera have little in common (LYON, 1904). On the other hand *Nesolagus* bears much resemblance to *Caprolagus* of the foot-hills of the Himalayas in outer appearance, general structure of the skull and the fore-leg, but the dentition of the latter is very different, having the greatest agreement with *Lepus*.

#### SKULL.

The interparietal bone (fig. 6) is perfectly distinct in the four younger skulls of the series; in both the older (nos. 403 and 218) the inferior suture is obliterated and the bone is completely



Fig. 6. *Nesolagus netscheri*. Fusion of interparietal with occipital bone. *a*. subadult (no. 5522), *b*. adult (no. 191), *c*. aged (no. 403).  $\times \frac{3}{2}$ .

fused with the median platform of the occiput, which is not sharply defined laterally, as is the case in *Lepus*.

In the youngest skull of *Nesolagus* (no. 5522) the form of the interparietal is elongated triangular. In a later stage the occipital seems to have grown forwards (in no. 191 beginning at the sides), and thus the interparieto-occipital suture moves in that direction. The downward trend of the sagittal suture makes the bone shorter and its upper angle more and more blunt (no. 403).

The pair of interparietal bones which VAN BEMMELEN (p. 230)

saw in the skull of *Nesolagus* in the British Museum (no. 92.5, 24.1) may be an abnormality.



Fig. 7. *Lepus nigricollis*, Java.  
Platform of occiput.  $\times \frac{1}{1}$ .

The process of fusion of the interparietal is highly variable (KRAUSE, p. 12; LYON, p. 341; VAN BEMMELEN, p. 230; etc.) in the different genera and species of Leporidae, as well as between the individuals of one and the same species.

In *Lepus nigricollis* it seems as if the top of the occipital platform is formed by a pair of small interparietal bones, which are perfectly fused with the occipital, but partially divided from each other by a shallow groove (fig. 7).

The extraordinarily large foramina incisiva of the Lagomorpha have for long excited the interest of zoologists.

Among Lagomyidae three forms of these foramina can be observed. In *Conothoa* the foramina do not differ materially from those in Leporidae, but in *Ochotona* the premaxillae approach each other in the median line, so that a narrow fissure connects the small anterior portion of the foramina with the much larger posterior. In *Pica* (*Ochotona*) *alpina* the premaxillae of both sides completely unite, thus separating a very small anterior opening from a large posterior one.

WINGE (1888, 1924, p. 13) was of opinion that of these three forms the first-mentioned is the most primitive, and that in the others a secondary bone-bridge is formed by the premaxillae.

FORSYTH MAJOR contests this assumption, writing (p. 487): „On closer examination it becomes evident that in reality we have to do in Lagomyidae with a fusion of two originally separated vacuities, viz. the true for. incisiva, and a sort of palatal fontanelle behind them.”

VAN BEMMELEN (1910) shared WINGE's opinion, and termed the fontanelle hypothetical and improbable (p. 173). Both these authors deem the long foramina of the Leporidae to be a feature the more to demonstrate their view, contrary to that of FORSYTH MAJOR, that the Lagomyidae are more evolved than the Leporidae. Fossil forms to settle the question have not been found as yet.

The series of skulls of *Nesolagus* may throw some light here, because it demonstrates the succession of the three forms of the



foramina incisiva described above, during the life of the animal.

Skulls of subadult animals show two small foramina incisiva in the premaxillae and two sharply defined oval „fontanelles” in the anterior end of the maxillary bones one at each side of the median line. This is the case in the youngest subadult skull (no. 5522) of the series, which has a maximum length and width of 68 and 34.5 mm (Pl. II, fig. 3a). In the slightly older subadult skull (no. 2310), where these measurements are 70.7 and 36.7 mm the scaly bone structure and a long crack between the anterior and posterior openings distinctly reveals that a process of absorption of the bone bridge is in full swing. In another (young adult) skull (no. 5512) of the same size the confluence of the foramina has become complete by a narrow longitudinal fissure. In older skulls the fissure becomes wider, and the place of the former bony bridge is only perceptible in a very slight constriction of the long foramina at the maxillo-premaxillary suture (Pl. II, fig. 3b).

As distinct from other Lagomorpha, the foramina incisiva of both sides are, during life, completely separated from each other along the whole length. The median part of the premaxillaries fits in between the bifurcated anterior end of an extremely long spine of the bony palate. This junction is part of the premaxillo-maxillary suture which becomes interrupted by the fusion of the anterior and the posterior openings.

The ontogenetic development of the incisive foramina in *Nesolagus* is a strong argument in support of FORSYTH MAJOR's view, and adds another primitive feature to *Nesolagus*. In other Leporidae the bony bridge has not yet been observed. It is not precluded that in very young skulls of other genera it may exist at some time. In new-born European hares a large hinder portion of the incisive foramina is shut off by a thick membrane; the small, anterior, real foramina incisiva are open then.

It is remarkable that in the skulls of the Oligocene *Palaeolagus* the form of the foramina incisiva does not differ from that in *Lepus*; they are „very large, enter the maxillary bones deeply, and are confluent posteriorly.” (COPE, 1884, p. 871.)

#### REMARKS.

DICE (1929) composed a „Table of the Occurrence of fossil and recent Rabbits and Hares”, which, after the investigations of KORMOS, BURKE, and others, may now be amplified as follows:

TABLE III.

LEPORIDAE	Old World		New World	
	Palaeolaginae	Leporinae	Palaeolaginae	Leporinae
Holocene	<i>Pentalagus</i> <i>Pronolagus</i>	<i>Nesolagus</i> <i>Oryctolagus</i> <i>Lepus</i> <i>Caprolagus</i>	<i>Romerolagus</i>	<i>Brachylagus</i> <i>Sylvilagus</i> <i>Lepus</i>
Pleistocene	<i>Hypolagus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>Lepus</i> <i>Caprolagus</i>	<i>Hypolagus</i>	<i>Sylvilagus</i> <i>Lepus</i>
Pliocene	<i>Hypolagus</i> <i>Pliolagus</i> <i>Alilepus</i>	<i>Lepus</i> <i>Caprolagus</i>	<i>Hypolagus</i>	
Miocene			<i>Hypolagus</i>	
Oligocene			<i>Archaeolagus</i> <i>Palaeolagus</i>	
Eocene			<i>Mytonolagus</i>	

The discovery of *Mytonolagus petersoni* BURKE (1934) in the top layers of the Uinta Eocene, Utah, is of the greatest interest. This earliest Leporid is known from upper and lower jaws, and some limb-bones, of all of which the author gives a detailed description. *Mytonolagus* is slightly more primitive than *Palaeolagus*, and largely resembles *Desmatolagus* from the Oligocene of Mongolia. However, the former certainly belongs to the Leporidae; the Asiatic genus may be an Ochotonid, although  $m_3$  is present in a rudimentary state. At any rate both are near the stem stock from which the Leporidae as well as the Ochotonidae diverged (BURKE).

Jaws of *Lepus valdarnensis* WEITHOFER were figured by BOSCO (1899), but no attention was paid to the pattern of the teeth. I am greatly indebted to Professor STEHLIN, who kindly sent me a drawing (fig. 2b) made by himself of a first lower premolar in a jaw from Tasso, Val d'Arno, preserved in the Natural

History Museum, at Basle.<sup>1)</sup> The presence of a very long exterior fold and of a shorter one in the front side of the tooth proves the Upper Pliocene *L. valdarnensis* to belong to the group of the Leporinae.

The Leporine character of this  $p_3$  reveals that SIMIONESCU was mistaken in assigning to *L. valdarnensis* a hare from the Upper Pliocene of Malusteni, Rumania, the  $p_3$  of which is distinctly of Palaeolagine character. According to DICE (1931), it is almost certain that the Malusteni hare must be placed in the genus *Alilepus*, to which must also be assigned SCHLOSSER's *Lepus annectens* from Mio-Pliocene strata in Mongolia, KHOMENKO's *Lepus laskarevi* from synchronic layers in Taraklia (Bessarabia) and *Alilepus hungaricus* (KORMOS, 1911, 1934); in all four species  $p_3$  shows a distinct infold at the outer as well as at the inner side of the tooth and none in the front side; thus the enamel pattern is hour-glass shaped.

FORSYTH MAJOR assigned to the genus *Caprolagus*, besides the recent *C. hispidus* and the Upper-Pliocene *C. sivalensis*, two other forms, viz., the Val d'Arno hare mentioned above, and *L. lacosti* from synchronic deposits in France (Perrier). But both the latter have only one infold in the front side of  $p_3$ , and thus cannot be classed with the two Asiatic forms which have two. FORSYTH MAJOR thought the considerable length of the bony palate in *L. valdarnensis* a feature which justifies its place in the genus *Caprolagus*. However, LYON's figures (Pl. 85, fig. 3 and Pl. 83, fig. 7) show that in some sub-species of *Lepus* the length of the bony palate stands in the same relation to the length of the teeth row as is the case in *L. valdarnensis*.

In DICE's Table, therefore, *Lepus* must be added to *Caprolagus* in the sub-division intended for the Pliocene Leporinae.

The figures and description of *Caprolagus brachypus* YOUNG given by that author in his first publications (1927, 1931) did already surmise that we had to do with a Chinese species of the Palaeolaginae. The distinct drawing of the enamel pattern of the lower teeth given last year (YOUNG, 1935) shows the typical features of

<sup>1)</sup> Mr. STEHLIN wrote: „Wir besitzen zwei Mandibelfragmente aus Val d'Arno, die ich zu *L. valdarnensis* zähle, obwohl sie die Dimensionen des Typus nicht ganz erreichen. Das eine derselben zeigt am  $P_2(3)$  das skizzierte Urbild; am andern dringt die Aussenbucht weniger weit lingualwärts vor, während die Vorderbucht tiefer in den Zahnkörper eingreift.“

$p_3$  in this group, viz. a non-crenulated main outer infold crossing only halfway the crown surface, a much shorter one anterior to it, and the absence of any infold in the front-side of the tooth. An enamel islet on the inner side of the crown surface has been isolated from a former inner infold. Its presence proves that the jaw has belonged to a rather young animal, because in both the lower jaws figured in the preceding publications the islet has been worn out. Thus there is a striking resemblance to *Hypolagus browni* Hay, of which DICE (1932) figured a  $p_3$  of quite the same pattern. At all events as regards the Chinese hare in question the generic name of *Caprolagus* must be abandoned, because the pattern of  $p_3$  in both species, *hispidus* and *sivalensis*, is quite different from that of the Chinese form, where an intensively crenulated outer infold crosses the whole width of the crown, and two short infolds penetrate the frontside of the tooth. (F. MAJOR, Pl. 37, figs. 18 and 23). *Caprolagus* is a true Leporine hare, the Chinese hare is a Palaeolagine form and may be termed *Hypolagus brachypus* YOUNG. It is smaller, but of stouter build than *Hypolagus brachygnathus*, and the ephemeral islet on  $p_3$  shows that the teeth are somewhat less evolved.

The late Cenozoic formations (Nihowan, etc.) in China in which 6 lower jaws, a femur and some fragments of limb bones of *Hypolagus brachypus* have been collected, are synchronic with those of Tegelen, Senèze, Gundersheim, and of the Villafranchian deposits of Hungary, etc. (SCHREUDER, 1935, p. 80).

## RESULTS.

The remains of the Tegelen Hare must be referred to *Hypolagus brachygnathus* KORMOS. Also the Chinese „*Caprolagus brachypus*” YOUNG belongs to that genus. The Val d’Arno Hare from synchronic deposits is a *Lepus*.

The enamel pattern of the dentition of *Nesolagus netscheri* SCHLEGEL and JENTINK is very simple. In subadult skulls the small foramina incisiva in the premaxillary bones are separated by a broad bony bridge from a pair of „fontanelles” in the maxillaries. The definitive long foramina of Lagomorphous character result by the absorption of this bone-bridge. The foramina of both sides remain completely separated from each other through life. The interparietal bone fuses with the occipital in old skulls.



## BIBLIOGRAPHY.

- BEMMELEN, J. F. VAN, 1909. Über den Unterschied zwischen Hasen- und Kaninchenschädeln. Tijdschr. Nederl. Dierkund. Vereen. (2), 9, pp. 153-286, 107 figs. Leiden.
- Bosco, C., 1899. I Roditori pliocenici del Valdarno superiore. Palaeontographia Italica 5, pp. 85-104, tav. XI, XII. Pisa.
- BRUNNER, G., 1933. Eine präglaciale Fauna aus dem Windloch bei Sackdilling (Oberpfalz). N. Jahrb. f. Min., etc., Beil. Bd. 71, Abt. B., pp. 303-328, 2 Pls., 9 figs. Stuttgart.
- BURKE, J. J., 1934. Mytonolagus, a new Leporine genus from the Uinta Eocene Series in Utah. Ann. Carn. Mus. 23, pp. 399-420, 1 Pl. Pittsburg.
- COPE, E. D., 1884. The Vertebrata of the Tertiary Formations of the West. Report U.S. Geol. Surv. Terr. 3, Book 1.
- DICE, L. R., 1917. Systematic position of several American Tertiary Lagomorphs. Univ. Calif. Publ. 10, pp. 179-183, 6 figs. Berkeley.
- , 1929. The Phylogeny of the Leporidae, with Description of a new Genus. Journ. of Mammalogy 10 (4), pp. 340-344. Baltimore.
- , 1931. Alilepus, a new Name to Replace Allolagus DICE, Preoccupied, and Notes on Several Species of Fossil Hares. Ibid. 12 (2), pp. 159-160.
- , 1932. Notes on the Hypolagus browni and Lepus benjamini, fossil hares from the Pleistocene of Arizona. Pap. Mich. Acad. Sci. 16, pp. 379-382, 3 figs. New York.
- HELLER, FLORIAN, 1930. Eine Forest-Bed Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). N. Jahrb. f. Min. etc., Beil. Bd. 63, Abt. B., pp. 247-298, 5 Pls., 27 figs. Stuttgart.
- , 1936. Eine oberpliocäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. - Ibid. 76, pp. 99-160, 5 Pls., 4 figs., 2 Tbls.
- JACOBSON, E. and C. BODEN KLOSS, 1919. Notes on the Sumatran Hare. Journ. Fed. Malay St. Museums 7 (5), pp. 293-298, 2 photo's. Singapore.
- , 1921. Notes on some Mammals from Sumatra. 1 Nesolagus netscheri (SCHLEG.). Ibid. 10, pp. 235-236.
- JENTINK, F. A., 1887. Catalogue ostéologique des Mammifères, tome 9, Muséum d'Histoire naturelle des Pays-Bas, Leiden.
- KLOSS, C. BODEN, vide JACOBSON.
- KORMOS, T., 1934. Zur Frage der Abstammung eurasiatischer Hasen. Allat. Közlem. 31, pp. 65-78, 3 figs.
- LYON, M. W., 1904. Classification of the Hares and their allies. Smithsonian Miscell. Coll. 45, pp. 321-447, 27 Pls., 2 figs. Washington.
- MAJOR, C. F., FORSYTH 1899. On Fossil and Recent Lagomorpha. Trans. Linn. Soc. II, 7, pp. 433-520, Pls. 36-39, London.
- MATTHEW, W. D., 1902. A Horned Rodent from the Colorado Miocene. With a Revision of the Mylagauli, Beavers and Hares of the American Tertiary. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 16, pp. 291-310, 17 figs. New York.
- MILLER, Gerrit, 1900. A new subgenus (Brachylagus) for Lepus idahoensis. Proc. Biol. Soc. Washington 13, p. 157.
- SCHLEGEL, H. and F. A. JENTINK, 1880. On an anomalous species of Hare discovered in the Isle of Sumatra, Lepus netscheri. Notes from the Leyden Museum 2, pp. 59-65. Leiden.

- SCHREUDER, A., 1935. A Note on the Carnivora of the Tegelen Clay, with some Remarks on the Grisoninae. *Arch. Néerl. de Zool.* 2 (1), pp. 73-94, 1 Pl., 3 figs. Leiden.
- , 1936. Fossil Voles and a Lemmus out of Well-borings in the Netherlands. *Verhand. Kon. Akad. Wet., Sectie II*, 35, 3, pp. 1-24, 11 figs. Amsterdam.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. and C. C. YOUNG, 1931. Fossil Mammals from the Late Cenozoic of Northern China. *Pal. Sin. C.* 9 (1). Pekin.
- WINGE, H., 1888. Jordfundne og nulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med Udsigt over Gnavernes indbyrdes Slaegtskab. *E Museo Lundii* 1. København.
- , 1924. Pattedyr-Slaegter II. Rodentia. København.
- YOUNG, C. C., 1927. Fossile Nagetiere aus Nord-China. *Pal. sin. C.* 5 (3), Pekin.
- , 1931. Vide TEILHARD.
- , 1935. Miscellaneous Mammalian Fossils from Shansi and Honan. *Pal. Sin. C* 9 (2). Pekin.

# SOME COMMENTS UPON H. C. RAVEN'S PAPER: "WALLACE'S LINE AND THE DISTRIBUTION OF INDO-AUSTRALIAN MAMMALS"

BY

L. D. BRONGERSMA.

RIJKSMUSEUM VAN NATUURLIJKE HISTORIE, LEIDEN.

Recently H.C. RAVEN (1935) made an attempt to prove that WALLACE's line is an important zoogeographical boundary as far as the distribution of the Indo-Australian mammals is concerned, and that VAN KAMPEN (1909, p. 13; 1911, p. 544) greatly underestimated the significance and the value of this line when he wrote: "... it becomes evident that such a sharp boundary as Wallace drew does not exist. Not only is there none where he drew it, but no such line exists anywhere in the archipelago"<sup>1</sup>). It is important to note that VAN KAMPEN (1909, p. 13; 1911, p. 544-545) left open the possibility of such a line being drawn to bound the distribution of some single group, for he also wrote: "Of course it is possible"<sup>2</sup>) to draw a line which apparently bounds the distribution of some single group . . . . But taking the fauna as a whole it is quite certain that no line may be drawn; but, rather, we may lay out a transition zone in which the fauna of India and that of Australia are mingled, and wherein from the west to the east the Australian components increase more and more in number; and on the other hand the Indian tend to die out"<sup>3</sup>). To prove that the views expressed by VAN KAMPEN are wrong it is, therefore, necessary to show that WALLACE's line forms the boundary for the fauna taken as a whole, and not for a single group only, even though this group is one of those

<sup>1</sup>) This and the following citations are taken from the English translation by BARBOUR.

<sup>2</sup>) In the original Netherlands text VAN KAMPEN wrote "misschien mogelijk" which may be translated as "perhaps possible"; the word "perhaps" was omitted in the translation.

<sup>3</sup>) In 1929 VAN KAMPEN (1929, p. 74-75) was still of the opinion that no sharp boundary can be drawn between the Indian and Australian regions. Celebes and the Lesser Sunda Islands are placed by him (l.c., p. 76) in the Oriental region, while the remaining (eastern) part of the Archipelago is referred to as the Austro-Malayan transition zone. He wrote also that one might even be in doubt whether it was not more correct to place the whole Archipelago, inclusive of New Guinea, in the Oriental region. Several

used by VAN KAMPEN. But even in proving that WALLACE's line is an important boundary for the distribution of Indo-Australian mammals RAVEN has not completely succeeded.

For zoogeographical studies of this nature it is necessary to have a complete checklist of all the mammals existing in the region under consideration, and the exact distribution of each of the forms must be known. Such a list must be based on a critical study of the all the genera and species involved. As a look at recent publications will show the classification and nomenclature of the Indo-Australian mammals are still so unstable, that it is almost impossible to prepare such a list. It is, therefore, greatly to be appreciated that RAVEN (1935, pp. 208-265) undertook the difficult task of making a list of the mammals of the Indo-Australian and Australian regions. Considering the enormous amount of literature which the author had to study it is not to be wondered that this list, which is the first of its kind, contains a number of errors. As we may expect that this list for long years will be used as the base for further studies, it may be useful to point to some errors which chiefly refer to genera and species in which I have been interested for some time.

In the genus *Suncus* Ehrenb. one subspecies is mentioned twice, once as *Suncus indicus celebensis* (Rev.) (p. 221, no. 54)<sup>1</sup>) and once as *Suncus murina celebensis* (Rev.) (p. 222, no. 58). This is also the case with *Macacus mindanensis apoensis* (Mearns) (p. 236, no. 045) and *Macacus philippinensis apoensis* (Mearns) (p. 236, no. 051), *Sciurus dulitensis dilutes* Miller (p. 242, no. 114b; err. typ. for *dilutus*) and *Sciurus notatus dilutus* Miller (p. 243, no. 152)<sup>2</sup>). The sumatran elephant is mentioned as *Elephas indicus sumatranus* Temm. (p. 261, no. 03), while the malayan race of this species

---

other authors (e.g., DE BEAUFORT, 1926, p. 138; NIERSTRASZ, 1929, p. 338; WEBER, 1928, p. 20) have already referred to the fact that WALLACE's line as a sharply marked boundary between two regions does not exist.

<sup>1</sup>) The numbers between brackets refer to the pages and serial numbers of RAVEN's list.

<sup>2</sup>) In numerous cases the author's names mentioned by RAVEN are not those of the original describers, e.g., the different species of deer described by HEUDE are cited with the author's name "Chinois" (they were described in the "Mémoires concernant l'Histoire Naturelle de l'Empire Chinois"). In other cases the names of later authors, who dealt with the species, have been cited. As far as possible I have corrected them for the use in the present paper.



is mentioned as *Elephas maximus hirsutus* Lyd. (p. 261, no. 04). In several cases a name is given specific rank in one place, while it is mentioned as a subspecies elsewhere in the list, e.g., *Zaglossus bartoni* (Thos.) (p. 208) and *Zaglossus bruynii bartoni* (Thos.) (p. 208); *Sciurus klossi* Miller (p. 242, no. 129) and *Sciurus nigrovittatus klossi* Miller (p. 243, no. 151); *Sciurus borneoensis palustris* Lyon (p. 242, no. 105) and *Sciurus prevostii borneoensis* Schl. (p. 244, no. 164); *Sciurus tenuirostris* Miller (p. 244, no. 186) and *Sciurus vittatus tenuirostris* Miller (p. 245, no. 193); *Sciurus abbotti* Miller (p. 241, no. 087) and *Sciurus vittatus abbotti* Miller (p. 245, no. 193); *Rattus butangensis* (Miller) (p. 249, no. 158) and *Rattus surifer butangensis* (Miller) (p. 255, no. 328); *Rattus flavidulus* (Miller) (p. 250, no. 195) and *Rattus surifer flavidulus* (Miller) (p. 255, no. 328); *Rattus lancavensis* (Miller) (p. 251, no. 229) and *Rattus vociferans lancavensis* (Miller) (p. 255, no. 355). Another kind of errors is that several times a species is cited under a generic name different from that under which its subspecies are mentioned, e.g., *Scotophilus temmincki* (Horsf.) (p. 234, no. 202), but *Pachyotis temmincki celebensis* Sody and *Pachyotis temmincki panayensis* Sody (p. 234, no. 185); *Uromys littoralis* Lönbn. (p. 256, no. 385), but *Melomys littoralis insulae* Troughton & Le Souef (p. 247, no. 076); *Uromys cervinipes* (Gould) (p. 256, no. 378), but *Melomys cervinipes eboreus* Thomas and *Melomys cervinipes pallidus* Troughton & Le Souef (p. 247, no. 074); *Ictis nudipes* (F. Cuv.) (p. 258, no. 013), but *Mustela nudipes leucocephalus* (Gray) (p. 258, no. 023); *Herpestes brachyurus* Gray (p. 259, no. 054), but *Mungos brachyurus rajah* (Thos.) (p. 259, no. 061); *Herpestes semitorquatus* Gray (p. 259, no. 058), but *Mungos semitorquatus uniformis* Rob. & Kloss and *Mungos semitorquatus semitorquatus* (Gray) (p. 259, no. 064); *Presbytis potenziani* (Bonap.) (p. 237, no. 091), but *Macacus potenziani siberu* (Chasen & Kloss) (p. 237, no. 052). It also occurs that a species is mentioned twice, e.g., *Paradoxurus minax* Thomas (p. 260, nos. 073, 075); *Aonyx cinerea* (Ill.) (p. 258, no. 008) and *Lutra cinerea* Ill. (p. 258, no. 016).

In his list RAVEN mentions several genera, in which he does not incorporate their respective type-species, these being referred to other genera. *Hylopetes* Thomas (1908, p. 6, type: *Sciuropterus* (*Hylopetes*) *everetti* Thos.) is mentioned as a separate genus by RAVEN (p. 238), nevertheless its type is left in the genus *Sciuropterus* F. Cuv. (p. 241, no. 069). The same is the case with the types of the genera *Petaurillus* Thomas (1908, p. 3, type: *Pe-*

*taurillus hosei* (Thos.), *Petinomys*<sup>1)</sup> Thomas (1908, p. 6, type: *Sciuropterus* (*Petinomys*) *lugens* Thos.), *Pteromyscus* Thomas (1908, p. 3, type: *P. pulverulentus* (Gthr.)), whose respective type-species are all placed by RAVEN in the genus *Sciuropterus* F. Cuv. (p. 241, nos. 073, 076, 081). *Melomys* Thomas (1922, p. 261) was founded with *Melomys rufescens* (Alst.) as its type; the genus *Melomys* is mentioned by RAVEN (p. 247) as a separate genus, but its type-species is included in the genus *Uromys* Ptrs. (p. 257, no. 400). GRAY (1832, p. 39) described the genus *Pseudomys* with *Pseudomys australis* Gray as only species, which therefore is its type (monotypy); this species is mentioned by RAVEN (p. 249, no. 133) as *Rattus australis* (Gray), but its subspecies is mentioned as *Pseudomys australis oralis* (Thos.) (p. 248, no. 112). *Stenomys* Thomas (1910, p. 507, type: *Stenomys verecundus* (Thos.)) is mentioned as a separate genus (p. 256), but its type-species is entered as *Rattus verecundus* (Thos.) (p. 255, no. 349). *Mesembriomys* Palmer (1906, p. 97) was proposed as a substitute name for *Ammomys* Thomas (1906a, p. 83) (non Bonaparte, 1831) of which *A. hirsutus* (Gould) (= *Mus hirsutus* Gould) was the type. The typical form of this species is recorded by RAVEN (p. 246, no. 030) as *Conilurus hirsutus* (Gould), one of its subspecies is mentioned as *Mesembriomys hirsutus rattoides* Thos. (p. 247, no. 081). Moreover the name *Mus hirsutus* Gould, 1842, is preoccupied by *Mus hirsutus* Elliott, 1839, and must be replaced by *Hapalotis gouldii* Gray, 1843 (cf. IREDALE & TROUGHTON, 1934, p. 81).

In the genus *Limnomys*, RAVEN (p. 247, nos. 064-067) includes four species; three from the Philippine Islands and one from New Guinea. The name *Limnomys* was first proposed by MEARNs (1905, p. 451) for one of the Philippine species (*L. sibuanus* Mearns). THOMAS (1906b, p. 325), who was not aware of this, used the same generic name for a rat from New Guinea (*Limnomys asper* Thos.). A substitute name was proposed by POCHE (1906, p. 326), who replaced *Limnomys* Thomas, 1906 (non Mearns, 1905) by *Parahydromys*. The four species mentioned by RAVEN (p. 247), therefore, must be referred to two genera: *Limnomys* Mearns, which is restricted to the Philippines (TAYLOR, 1934, p. 484) and *Parahydromys*, which is restricted to New Guinea. *Hydromys meeki* (RAVEN, p. 247, no. 054) is probably a misprint for *Hyomys meeki* Thos. under which name it was origi-

1) *Petionomys*, RAVEN, p. 239, err. typ.

nally described by THOMAS (1903, p. 198). The genus *Zyzomys* Thomas (1909, p. 372) is mentioned by RAVEN in table II (p. 189), the genus *Lorentzimys* Jentink is mentioned in the text on p. 186, but neither of them are incorporated in the checklist; of the former the type-species (*Zyzomys argurus* (Thos.)) is recorded as *Rattus argurus* (Thos.) (p. 249, no. 128), and one of its subspecies as *Mesembriomys argurus industus* Thos. (p. 247, no. 080).

*Arctogale* Gray (1864, p. 542-543, type: *Arctogale trivirgata* (Gray)) is preoccupied by *Arctogale* Kaup, 1829, for *Mustela erminea* L. and *M. boccamela* Bechst. (fide PALMER, 1904, p. 118). *Arctogalidia* was proposed by MERRIAM (1897, p. 302) as a substitute name for *Arctogale* Gray, 1864. The genera *Arctogale* Gray and *Arctogalidia* mentioned by RAVEN (pp. 258-259) must, therefore, be united. The status of the species referred to this genus has recently been studied by POCOCK (1933, pp. 983-999).

RAVEN (p. 239, no. 011) mentions *Nyctoleptes* (err. typ. for *Nyctocleptes*) *insularis* Thos. among the Scuridae, instead of among the Spalacidae, where it belongs. The genus *Rhizomys* is mentioned (RAVEN, p. 257) to include *Rhizomys sumatrensis* (Raffl.). As shown by THOMAS (1915, p. 57) the name *Rhizomys* Gray must be restricted to a genus of bamboo-rats of which *Rhizomys sinensis* Gray is the type; the species *sumatrensis* must be placed in the genus *Nyctocleptes* Temm. of which it is the type.<sup>1</sup> According to ROBINSON & KLOSS (1919, p. 316; 1923, p. 319) *Nyctocleptes insularis* Thomas at the most is a race (with a restricted distribution) of *Nyctocleptes sumatrensis*, but it certainly is not specifically distinct from the latter. The genus *Mycteromys* Robinson & Kloss (1918, p. 57) is mentioned by RAVEN (p. 221: *Nycteromys*, err. typ.) among the Soricidae, while on p. 248 it is mentioned under the preoccupied name *Oromys* Robinson & Kloss (non Leidy, 1853) among the Muridae, where it really belongs.

In the family Bovidae RAVEN (p. 265) enumerates five genera (*Bison*, *Bos*, *Capra*, *Capricornis*, *Nemorhaedus*) as occurring in the Indo-Australian Archipelago. The number of genera depends largely on the classification adopted, whether *Bison* H. Smith, *Bibos* Hodgs. and *Bubalus* H. Smith are considered to be sepa-

<sup>1</sup>) Note made during correction: Since this was written, I arrived at the conclusion that *Rhizomys* and *Nyctocleptes* cannot be separated (cf. Brongersma, Zool. Med. Mus. Leid., vol. 19, pp. 137-164, in press).

rate genera, or subgenera of the genus *Bos* L., as was done by LYDEKKER (1913, p. 12). The generic names *Capricornis* and *Nemorrhædus* are applied to the same species: *Capricornis sumatrensis* (Bechst.); the typical form from Sumatra being mentioned as *Nemorrhædus sumatrensis* (p. 265, no. 120), while a subspecies of this species is mentioned as *Capricornis sumatrensis robinsoni* Pocock (p. 265, no. 119). The latter is stated to occur in Sumatra; the name *robinsoni*, however, has been given by Pocock (1908a, p. 12; 1908b, p. 185, textfigs. 35, 36) to a subspecies from Selangor in the Malay Peninsula. Another genus and species mentioned among the Bovidae is *Capra jourensis* Ivrea (p. 265, no. 118), and this form is stated to occur in the Kangean Islands. The name *jourensis* was given by IVREA (1899, p. 599: *Capra aegagrus* var. *jourensis*) as a substitute name for *Capra dorcas* Reich., to the goat occurring on the island of Joura (= Giura, Northern Sporades) in the Aegean sea, and therefore it is hardly probable that the same form should occur in the truly wild state in the Indo-Australian Archipelago. I am not aware of any record of the existence of wild goats in the Archipelago; it is true that once fossil remains of a *Capra* species have been recorded from Java (ANONYMUS, 1891 a, p. 15), but these proved to be those of an antelope (vide infra). Among the pleistocene Bovidae RAVEN (p. 265, no. 105) mentions *Bison sivalensis* (Falc.) from Java. The species was originally described from British India in FALCONER's Memoirs (1868, pp. 280, 555), where only a few measurements were given. It was more fully described by LYDEKKER (1878, p. 122, pls. 15, 17 fig. 1), who mentions that the horncore has a flat anterior and a rounded posterior surface. From Java the species was first mentioned by MARTIN (1887, p. 61 (37), pl. 7 fig. 2), who considered the identification, based upon a single horncore, as uncertain.<sup>1)</sup> That the javanese fossil cannot belong to *Bison sivalensis* results from the following facts: the anterior surface of the horncore is convex, and the posterior surface is flattened, just the opposite of the conditions described in *Bison sivalensis* by LYDEKKER. I am greatly indebted to DR G. E. PILGRIM (London) for his opinion with regard to the identification of another fossil horncore from Java, which is exactly like the one described by Martin. Dr PIL-

---

<sup>1)</sup> Through the courtesy of Dr I. M. VAN DER VLIERK I have been able to examine this horncore, which is preserved in the Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Leiden.



GRIM writes me that this horncore is unlike the horncores of any pleistocene *Bison* examined by him, and that it is the horncore of a *Bibos* species closely related to the banteng (*Bos* (*Bibos*) *banteng* Raffl.); from recent specimens of the banteng it differs in the much stronger flattening of the posterior surface. Though the specific identification is still unsettled, it is certain that *Bison sivalensis* (Falc.) can safely be eliminated from the list of pleistocene Bovidae at present known from Java. The extinct genera *Leptobos* Rüttimeyer and *Duboisia* Stremme are placed by RAVEN (p. 265) in the family Giraffidae, but in this respect it is perhaps better to use the classification generally adopted and to place them with the Bovidae which also include the antelopes, to which at least *Duboisia* belongs. Thus instead of five genera of Bovidae and two of Giraffidae I believe the family Bovidae to be represented by two extinct genera (*Leptobos* Rüttimeyer, *Duboisia* Stremme) in the pleistocene fauna and by two genera (*Bos* L., *Capricornis* Ogilby) in the recent fauna of the Indo-Australian Archipelago. It is possible that another genus must be added to those known from the pleistocene deposits of Java, for VON KOENIGSWALD (1934, p. 192, pl. 3 figs. 7, 9-11) described two antelopes from the lower pleistocene as *Antilope modjokertensis* and *Antilope saätensis*. Their generic status is uncertain as the author writes in the diagnosis of *Antilope modjokertensis*: "Da die Hörner noch nicht bekannt sind vermag die Gattung noch nicht angegeben werden." The name '*Antilope*' given to these species is used in a general sense and does not imply that it has any affinities to the genus *Antilope* Pall. as restricted in modern systematics; it is used only to denote any antelope. The application of generic names in such a general sense to forms of uncertain generic status is one of the bad habits of palaeontology, which may give rise to much confusion.

Among the species of the genus *Bos* RAVEN mentions *Bos santeng* (Dubois) (p. 265, no. 117), but it obviously escaped his notice, as well as that of other zoologists, that *Bos santeng* (Dubois) is the same species as *Duboisia kroesenii* (Dubois). The history of the species is the following. During his palaeontological searches on Java DUBOIS found the fossil horncores of a small ruminant, which was first mentioned in literature (ANONYMUS, 1891a, p. 15) as *Capra* spec. nov.; in the same year more complete remains were found and the species was stated to belong to the genus *Anoa* (ANONYMUS, 1891b, p. 15), and as such it was mentioned in later reports (ANONYMUS, 1891c, p. 11; 1891d, p. 13).

DUBOIS (1891, pp. 94, 96) mentions it as *Anoa* spec. nov. In a letter written to JENTINK DUBOIS mentioned the species again, and made a few remarks on the fragments found by him. Part of this letter was published by JENTINK (1891, p. 221) in an English translation, and here the name *Anoa santeng* was used for the first time. Though the notes published in this letter are very scanty no doubt can exist as to the validity of the name; according to Art. 21 of the International Rules of Zoological Nomenclature DUBOIS is to be considered the author of this species. In 1892 (ANONYMUS, 1892, p. 16) the species was referred to as an antelope with bovine affinities, and still later (ANONYMUS, 1893*a*, p. 10; 1893*b*, p. 12; 1893*c*, pp. 15, 16) it was mentioned as a *Boselaphus*. Afterwards DUBOIS (1907, p. 454) mentioned a new species of antelope *Tetraceros kroesenii*, which was more fully described in a later paper (DUBOIS, 1908, p. 1260). In the latter paper DUBOIS wrote in a footnote: "Es ist dies dieselbe Art in welcher ich anfänglich, als ich sie nur durch Hornzapfe und geringe Schädelbruchstücke kannte, eine mit *Anoa* verwandte Form (*Anoa santeng*) vermutete", and in the text (l.c., p. 1261) it is mentioned that this is the same species which formerly had been referred to the genus *Boselaphus* Blainv. From the foregoing it is clear that *Anoa santeng* Dubois (in JENTINK, 1891, p. 221) and *Tetraceros kroesenii* Dubois (1907, p. 454) are synonyms. STREMMER (1911, p. 115) erected for this species a new genus, *Duboisia*, and, therefore, it must be known in literature as *Duboisia santeng* (Dubois). The species has been mentioned in literature several times as *Anoa santeng* (LYDEKKER, 1898, p. 139; TROUESSART, 1898, p. 985 and 1905, p. 743; DAMMERMAN, 1926, p. 619; APPELMAN, 1930, p. 587, footnote) or as *Bos santeng* (WEBER, 1928, p. 593) without these authors being aware of its true identity. So, when dealing with the distribution of the recent anoas, which are restricted to Celebes, WEBER (1928, p. 593) wrote: "Bezüglich seiner jetzigen Beschränkung auf Celebes ist wichtig, dass E. Dubois Anoareste im Plistocän Javas gefunden zu haben meint, die er + *B. santeng* Dub. nennt".

Twenty five species of Felidae (recent and fossil) are mentioned by RAVEN (pp. 260 – 261) as occurring in the Indo-Australian Archipelago. After elimination of two species (*Felis megalotis* Müller <sup>1)</sup> and *Felis deliensis* Hilzh. <sup>2)</sup>), which were based on

<sup>1)</sup> Müller 1839, not Miller 1893 (RAVEN, 1935, p. 260).

<sup>2)</sup> *deliensis* and not *delinis* (RAVEN, 1935, p. 260).

feral specimens of the domestic cat (*Felis catus* L.) the remaining species may be reduced to eight which occur in the Archipelago, and one (*Felis chaus* Schreb.) which has been recorded doubtfully from the Andamans (BLYTH, 1863, p. 354); to these species must be added *Prionailurus viverrinus* (Benn.), which is not mentioned by RAVEN, but which is known from Java (and which in all probability also occurs in Sumatra), and the machairodontine *Epimachairodus zwierzyckii* Kgsowl., which was recently described from the lower pleistocene of Java by VON KOENIGSWALD (1934, p. 190, pl. 4 fig. 1). For the synonymy of the other species I refer to my recent paper on this subject (BRONGERSMA, 1935).

TROUESSART (1897, p. 331) hesitatingly mentioned *Paradoxurus refulgens* Rosenberg as a subspecies of *P. leucomystax* Gray, and in this he is followed by RAVEN (p. 260, no. 070) with this difference, that the latter omitted the point of interrogation used by TROUESSART. The name *Paradoxurus refulgens* Rosenberg is, however, a nomen nudum. ROSENBERG (1867, p. 32) mentions two specimens referable to the genus *Paradoxurus* from Trangan and Wonoembai in the Aru Islands. One of these was not specifically designated; to the other the name *Paradoxurus refulgens* was given, but no description, diagnosis or indication by which it may be recognized. It is interesting to note that ROSENBERG (1878, p. 360) in his list of mammals from the Aru Islands does not mention *Paradoxurus refulgens*; in this list he mentions the Aru native name for *Paradoxurus hermaphroditus*, thus implying that the species occurs in the Aru Islands. It is impossible to say whether the *Paradoxurus hermaphroditus* mentioned in 1878 is the same as the specimen not specifically designated in 1867, or that it is the *Paradoxurus refulgens* of 1867 (or perhaps both), as in the later publication (1878) no exact localities are mentioned, and the specimens seem to have been lost (at least they are not in the Leiden Museum). The occurrence of *Paradoxurus* in the Aru Islands has not been confirmed by later collectors, and though mentioning ROSENBERG's record of *Paradoxurus hermaphroditus* (Schreb.) sp. from the Kei Islands, DE BEAUFORT (1911, p. 105) does not include the species in his list of Aru mammals. Moreover it is of importance that *Paradoxurus leucomystax* Gray, which is mentioned by RAVEN (p. 260, no. 070) as a separate species, is considered by Pocock (1934, p. 678) to be a subspecies of *Paguma larvata* Gray, restricted to Sumatra.

In RAVEN's paper the notes on the distribution of the different genera and species often are very incomplete. The genus *Arctonyx* F. Cuv. is not mentioned from Sumatra, and the genus *Hystrix*<sup>1)</sup> is mentioned as not transgressing WALLACE's line. Porcupines have been recorded, however, from South Celebes by WEBER (1890, pp. 95, 99) and JENTINK (1890, p. 121), their probable occurrence on Flores was mentioned by WEBER (1890, p. 98), JENTINK (1890, p. 121) and EVERETT (in HARTERT, 1897, p. 514); from Bali they were recorded by SODY (1933, p. 88), from Sumbawa by SCHWARZ (1911, p. 639), and their occurrence on Lombok was mentioned by EVERETT (in HARTERT, 1896, p. 593). This genus, therefore, transgresses WALLACE's line both in its southern and middle part. The genus *Viverricula* Hodgson is mentioned as reaching eastward no farther than Java, but the records from Sumbawa by MERTENS (1929, p. 27) and from Bali by SODY (1931, p. 353; 1933, p. 90) are not mentioned, nor its probable occurrence on Lombok (MERTENS, 1929, p. 26). In the text (RAVEN, 1935, p. 187) the genus *Xeromys* Thomas is mentioned as occurring with several species in the Philippines and in Australia, but in the checklist (p. 257, no. 408) we find only one species, *Xeromys myoides* Thos., recorded from Luzon. This species was originally described from Queensland, and, as far as I am aware, it does not occur outside of Australia (cf. LONGMAN, 1916, p. 26). It is true that THOMAS (1895, p. 161) described a species from the Philippines, which he doubtfully referred to the genus *Xeromys* Thos., but later (THOMAS, 1898, p. 390) he placed it in the separate genus *Celaenomys* Thos., and as a species of this genus it is mentioned by RAVEN (p. 246, no. 016).

To judge the importance of WALLACE's line as a boundary for the distribution of mammals it is necessary to examine the distribution of each genus and species known from the region, and if one wants to attach any importance to the number of genera and species transgressing or not transgressing the boundary, it is clear that any change in the classification may greatly affect these numbers, and thus affect the conclusions. If, instead of the classification of the Felidae as used

---

<sup>1)</sup> For the object of the present paper it is of no importance whether the Indo-Australian forms are placed in a separate genus (*Acanthion* F. Cuv.) or in the genus *Hystrix* L. s. l.



by RAVEN, we adopt the classification as it has been built up for the group by Pocock (references in: BRONGERSMA, 1935) the number of genera which occur in the recent fauna of the Indo-Australian Archipelago is raised from one to seven. Though it is very probable that Pocock has gone too far in the splitting up of the genus *Felis*, it is evident that it is also wrong to include all the cats in one single genus. In the same way it may make a difference whether the genus *Paradoxurus* F. Cuv. is mentioned as containing eighteen distinct species, or the genus being divided into three genera with one species each, and fifteen species being reduced to subspecific rank or being referred to the synonymy of other forms (Pocock, 1933, 1934).

Of several genera and species we know that in former times their range extended beyond their present day distribution, e.g., the genus *Tapirus* Briss. which does not occur in the recent fauna of Java, but which is known from pleistocene deposits in this island (DUBOIS, 1908, p. 1265; VON KOENIGSWALD, 1934, pp. 191, 193), or the javanese rhinoceros (*Rhinoceros sondaicus* Desm.) which in prehistoric times extended further eastward in Java than at present (DAMMERMAN, 1934, p. 479). This may also have been the case with other genera and species, and, therefore, it is not impossible that forms which now do not reach further eastward than Java, may have had a distribution which extended farther to the east in former times. Definite proofs to this effect can be furnished by fossils only, and these unhappily are very scarce.

One of the objections which I have against RAVEN's method of proving the validity of WALLACE's line is the following. When enumerating the genera which do not transgress it he does not only count the genera for which this line is apparently the boundary of their range, but he also counts genera from the western part of the Archipelago which do not reach so far eastward. It is true that the latter do not transgress WALLACE's line, but they need not be taken into consideration, as they do not come anywhere near this line, and so probably never had a chance of trying to transgress it. For genera and species which do not reach farther eastward than Sumatra, the boundary is the Sunda-strait, but not WALLACE's line. The same applies to genera which reach Java, but not Bali; for these the Bali-strait is the boundary. If it is allowable to include all the genera

which do not reach eastward of the Sunda- and Bali-straits among those used as evidence to prove the value of WALLACE's line, one could just as well take the whole fauna of the Asiatic continent into consideration. If one wants to prove the presence of an important zoogeographical boundary in the Indo-Australian Archipelago, one must examine the importance of each of the sea-passages between the islands separately, and then it is evident that each of these straits provides a boundary for one or more forms, and that the Indian element in the fauna decreases more or less gradually when going from west to east. As far as our knowledge goes at present the genera *Symphalangus* Gloger, *Rhizomys* Gray, *Capricornis* Ogilby and *Profelis* Severtzow do not reach farther eastward than Sumatra; *Lepus* L., *Lariscus* Thomas & Wroughton, *Pithecheir* Less <sup>1)</sup>, *Bandicota* Gray, *Mycteromys* Rob. & Kloss, *Cuon* Hodgs., and the extinct genera *Mececyon* Stremme, *Leptobos* Rütimeyer and *Duboisia* Stremme reached Java, but not Bali; this is also the case with the genera *Tapirus* Briss., *Hyaena* Briss. and *Hippopotamus* L. (subgenus *Hexaprotodon* Falc. & Cautley, extinct), which do not form part of the recent fauna of Java, but of which fossil forms were found in this island. Within the Archipelago the genera mentioned above are restricted to the islands Sumatra and/or Java. There are, however, numerous genera, which have a wider distribution within the Archipelago, but which in the southern part of their range do not reach farther eastward than Java. These genera may also be taken into consideration, when discussing the importance of the Bali-strait as a zoogeographical boundary. Comparison of the number of genera of mammals for which the Bali-strait apparently is the eastern boundary, with the number of genera for which the Lombok-strait is the boundary, we see that five or six times as many genera belong to the first group than to the second one. Therefore it is clear that if we take the number of genera as a criterium, there is perhaps more reason to consider the Bali-strait as an important boundary than the Lombok-strait; this does not only hold good for the distribution of mammals, but also for

---

<sup>1)</sup> On the strength of the evidence given by PALMER (1904, p. 538) I have used the generic name *Pithecheir* Lesson (1838?). The Nomenclator Animalium Generum et Subgenerum, however, mentions 1840 as the date of publication. Should this prove to be right, then the name should be replaced by *Pithechir* Müller, 1839.

that of reptiles and amphibians (MERTENS, 1928). Another point to which already VAN KAMPEN drew attention is that if we want to find an important zoogeographical boundary between two regions, this line must not be the eastern boundary for the western forms only, but it also should be the western boundary for the eastern ones. While a number of genera reach the eastern limit of their distribution on Bali, this cannot be said of the whole of the Indian element, some genera and species occurring farther eastward on the Lesser Sunda Islands. Neither is WALLACE's line the boundary for the most typical australian element in the fauna of the Lesser Sunda Islands, i.e., the marsupial genus *Phalanger* Storr. This genus was mentioned by EVERETT (in HARTERT, 1897, p. 514) as perhaps occurring on Flores, and from this island it is mentioned by HECK (1920, p. 167) and MERTENS (1929, p. 29). This record, however, needs confirmation, and should it prove to have been erroneous, the westernmost locality in the Lesser Sunda Islands would be Timor<sup>1</sup>).

No one will deny that important differences exist between the mammological fauna of Borneo and that of Celebes, but even this part of WALLACE's line is transgressed by several Indian forms, and RAVEN arrives at the conclusion that the mammalian fauna of Celebes in its chief characters is Indian. Celebes is a very good example of an island showing a mixed fauna; besides a number of endemic forms of mammals, the fauna contains a number of oriental forms with a wider distribution, as well as some Australian forms (e.g., *Phalanger* Storr). The Makassar-strait may be said to be the western boundary for the distribution of the Australian forms, but though a great number of oriental genera do not transgress it, it cannot be regarded as a sharply marked boundary for the Oriental element. The part of WALLACE's line which passes through Makassar-strait perhaps approaches nearest to what may be expected of a zoogeographical boundary. Still it has no value as a boundary separating two zoogeographical regions, but only as an expression of the fact that Celebes and Borneo did not have a direct connection, at least not in the time the present fauna developed (cf. DE BEAUFORT, 1926, p. 138).

If it is considered sufficient evidence for the presence of an

---

<sup>1</sup>) cf. Mertens, Zool. Jahrb., Syst., vol. 68, pts. 4-5, August 1936, p. 278.

important zoogeographical boundary that a great number of genera do not pass it, the western boundary for the Australian element must be laid just west of New Guinea, for of the most typical Australian mammals, the Marsupialia, only very few genera occur on the islands west of New Guinea; the genus *Phalanger* Storr is the only one that reaches Celebes, the Sangir Islands, and the Lesser Sunda Islands. Thus drawing a line to bound the distribution of the majority of the eastern forms and one to bound the distribution of the majority of the western forms, we would get two lines which enclose a region of which the fauna is an impoverished Indian one with a few eastern forms. In fact numerous lines may be drawn, each bounding the distribution of a single genus or of a group of genera with the same range; these lines may run parallel for some distance, but generally they diverge or cross each other in other parts of the Archipelago. This shows that a sharply marked boundary separating the Indian and the Australian regions does not exist, and that any attempt to draw such supposed boundaries is a hopeless task.

## LITERATURE.

- ANONYMUS, (1891a), Palaeontologische onderzoekingen op Java. Verslag van het Mijnw. in Ned. Ind., 3e Kwart. 1890, pp. 12-15.  
 ——— (1891b), Id., *ibid.*, 4e Kwart. 1890, pp. 14-18.  
 ——— (1891c), Id., *ibid.*, 2e Kwart. 1891, pp. 11-12.  
 ——— (1891d), Id., *ibid.*, 3e Kwart. 1891, pp. 12-14.  
 ——— (1892), Id., *ibid.*, 2e Kwart. 1892, pp. 14-17.  
 ——— (1893a), Id., *ibid.*, 3e Kwart. 1892, pp. 10-14.  
 ——— (1893b), Id., *ibid.*, 4e Kwart. 1892, pp. 11-12.  
 ——— (1893c), Id., *ibid.*, 3e Kwart. 1893, pp. 15-17.  
 APPELMAN, F. J., (1930), Wildbescherming. Tectona, vol. 23, pp. 582-605.  
 BEAUFORT, L. F. DE, (1911), Die Säugetiere der Aru- und Kei-Inseln. Abh. Senckenb. natf. Ges., vol. 34, pp. 101-115, 5 figs.  
 ——— (1926), Zoögeographie van den Indischen Archipel. Haarlem, 202 pp., 8 figs., map.  
 BLYTH, E., (1863), The zoology of the Andaman Islands (pp. 345-367) in: F. J. MOUAT, Adventures and researches among the Andaman Islanders. London, VIII + 367 pp., 4 pls., map.  
 BRONGERSMA, L. D., (1935), Notes on some recent and fossil cats, chiefly from the Malay Archipelago. Zool. Med. Mus. Leid., vol. 18, pp. 1-89, 38 figs., 11 pls.  
 DAMMERMAN, K. W., (1926), Geheimzinnige dieren. Tectona, vol. 19, pp. 613-620.  
 ——— (1934), On prehistoric mammals from the Sampoeng Cave, Central Java. Treubia, vol. 14, pp. 466-486, pl. 11.  
 DUBOIS, E., (1891), Voorloopig bericht omtrent het onderzoek naar de



- pleistocene en tertiaire Vertebraten-fauna van Sumatra en Java, gedurende het jaar 1890. *Natk. Tijdschr. Ned. Ind.*, vol. 51, pt. 1, pp. 93-100.
- DUBOIS, E., (1907), Eenige van Nederlandschen kant verkregen uitkomsten met betrekking tot de kennis der Kendeng-fauna (fauna van Trinil). *Tijdschr. Kon. Ned. Aardr. Gen.*, ser. 2, vol. 24, pp. 449-458.
- (1908), Das geologische Alter der Kendeng- oder Trinil-Fauna. *Tijdschr. Kon. Ned. Aardr. Gen.*, ser. 2, vol. 25, pp. 1235-1270, pl. 39.
- FALCONER, H., (1868), *Palaeontological memoirs and notes of the late Hugh Falconer. With a biographical sketch of the author*, edited by C. Murchison. Vol. 1, *Fauna antiqua sivalensis*. London, LVI + 590 pp.
- GRAY, J. E., (1932), Characters of a new genus of Mammalia, and of a new genus and two new species of Lizards, from New Holland. *Proc. Comm. Sci. Corresp. Zool. Soc. Lond.*, pt. 2, pp. 39-40.
- (1864), A revision of the genera and species of Viverrine Animals (Viverridae), founded on the collection in the British Museum. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, pp. 503-579, 11 figs.
- HARTERT, E., (1896), List of a collection of birds made in Lombok by Mr. Alfred Everett (with notes on Lombok by A. EVERETT). *Novit. Zool.*, vol. 3, pp. 537-599.
- (1897), On the birds collected by Mr. Everett in South Flores. Part I. *Novit. Zool.*, vol. 4, pp. 513-528, pl. 3.
- HECK, L., (1920), *Die Säugetiere*, vol. 1. Brehms Tierleben, vol. 10, 4th ed., 2nd new impression, XX + 580 pp., 100 figs., 51 pls.
- IREDALE, T. and E. LE G. TROUGHTON, (1934), A checklist of the mammals recorded from Australia. *Memoir 6, Austr. Mus.*, IX + 122 pp.
- IVREA, MARQUIS, (1899), Note on the wild goats of the Aegean Islands. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, p. 599.
- JENTINK, F. A., (1890), Mammalia from the Malay Archipelago. II. *Zool. Erg. Reise Nied. Ost Ind.*, vol. 1, pp. 115-130, pls. 8-11.
- (1891), On *Lepus netscheri* Schlegel, *Felis megalotis* Müller and *Anoa santeng* Dubois. *Notes Leyd. Mus.*, vol. 13, pp. 217-222.
- (1911), Mammals, collected by the Dutch New Guinea Expedition 1909-10. *Nova Guinea*, vol. 9, *Zool.*, pt. 2, pp. 165-184, pl. 7.
- KAMPEN, P. N. VAN, (1909), De zoögeografie van den Indischen Archipel. *Bijblad v. h. Natk. Tijdschr. Ned. Ind.*, no. 3, pp. 8-19, and no. 4, pp. 10-22, 3 maps.
- (1911), The zoogeography of the East Indian Archipelago. *Amer. Natural.*, vol. 45, pp. 537-560 (translated by T. Barbour).
- (1929), De geographische verspreiding der dieren (Zoögeographie). *Encyclopaedie in Monographiën*. Amsterdam. 245 pp., 120 textfigs., 13 maps.
- KOENIGSWALD, G. H. R. VON, (1934), Zur Stratigraphie des javanischen Pleistocän. *De Ingenieur in Ned. Ind.*, vol. 1, pt. 11, sect. 4, pp. 185-201, map, table, 2 pls.
- LONGMAN, H. A., (1916), List of Australasian and Austro-Pacific Muridae. *Mem. Queensl. Mus.*, vol. 5, pp. 23-45.
- LYDEKKER, R., (1878), Crania of Ruminants. *Palaeontol. Ind.*, ser. 10, Indian tertiary and post-tertiary Vertebrata, vol. 1, pp. 38-171, pls. 11-28.
- (1898), Wild Oxen, Sheep, & Goats of all lands, living and extinct. London, XIV + 318 pp., 27 pls., 61 figs.

- LYDEKKER, R., (1913), Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum (Natural History), vol. 1. London, XVII + 249 pp., 55 figs.
- MARTIN, K., (1887), Fossile Säugethierreste von Java und Japan. Samml. Geol. Reichsmus. Leid., ser. 1, vol. 4, pp. 25-69, pls. 2-9. (Also in: Jaarb. Mijnw. Ned. Oost Ind., vol. 16, 1st part, pp. 1-45, pls. 2-9).
- MEARNS, E. A., (1905), Description of new genera and species of mammals from the Philippine Islands. Proc. U.S. Nat. Mus., vol. 28, pp. 425-460.
- MERRIAM, C. H., (1897), The generic names *Ictis*, *Arctogale* and *Arctogalidia*. Science, ser. 2, vol. 5, p. 302 (non vidi).
- MERTENS, R., (1928), Über die zoogeographische Bedeutung der Balistrasse, auf Grund der Verbreitung von Amphibien und Reptilien. Zool. Anz., vol. 78, pp. 77-82.
- (1929), Bemerkungen über die Säugetiere der Inseln Lombok, Sumbawa und Flores. Zoolog. Garten, n.s., vol. 2, pp. 23-29.
- NIERSTRASZ, H. F., (1929), De geographische verspreiding der Zoogdieren. (pp. 308-365) in: J. E. W. IHLE and H. F. NIERSTRASZ, Leerboek der algemeene dierkunde. Utrecht, 4 + 1-754 pp., figs.
- PALMER, T. S., (1904), Index generum mammalium. North American Fauna, no. 23, pp. 1-984.
- (1906), *Ammomys* and other compounds of *Mys*. Proc. Biol. Soc. Wash., vol. 19, p. 97.
- POCHE, F., (1906), Zur Nomenclatur der Muriden. Zool. Anz., vol. 30, p. 326.
- POCOCK, R. I., (1908a), Notes upon some species and geographical races of Serows (*Capricornis*) and Gorals (*Naemorhedus*) based upon specimens exhibited in the Society's Gardens. Abstract Proc. Zool. Soc. Lond., no. 55, p. 12.
- (1908b), Notes upon some species and geographical races of Serows (*Capricornis*) and Gorals (*Naemorhedus*), based upon specimens exhibited in the Society's Gardens. Proc. Zool. Soc. Lond., pp. 173-202, figs. 30-38.
- (1933), The rarer genera of oriental Viverridae. Proc. Zool. Soc. Lond., pp. 969-1035, pls. 1-3, 7 figs.
- (1934), The geographical races of *Paradoxurus* and *Paguma* found to the east of the Bay of Bengal. Proc. Zool. Soc. Lond., pp. 613-683, 2 pls., 11 figs.
- RAVEN, H. C., (1935), Wallace's Line and the distribution of Indo-Australian Mammals. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., vol. 68, pp. I-II + 179-293, 10 maps.
- ROBINSON, H. C., and C. B. KLOSS, (1918), Mammals. Journ. Fed. Mal. St. Mus., vol. 8, pp. 1-80, pl. 1.
- (1919), On Mammals, chiefly from the Ophir district, West Sumatra, collected by Mr. E. Jacobson. Journ. Fed. Mal. St. Mus., vol. 7, pp. 299-323.
- (1923), Mammals of Korinchi. Addenda. Journ. Fed. Mal. St. Mus., vol. 8, pp. 312-319, pls. II-III.
- ROSENBERG, C. B. H. VON, (1867), Reis naar de Zuidoostereilanden. Werken v. h. Kon. Inst. v. Taal-, Land- en Volkenkunde v. Ned. Ind., 2de afd., afzonderlijke werken, 125 pp., pls.
- ROSENBERG, H. VON, (1878), Der Malayische Archipel. Leipzig, VI + XVI + 615 pp., figs., map.

- SODY, H. J. V., (1931), Six new Mammals from Sumatra, Java, Bali and Borneo. *Natk. Tijdschr. Ned. Ind.*, vol. 91, pp. 349-360.
- SODY, H. J. V., (1933), On the mammals of Bali (with a note on the races of *Callosciurus notatus* of Java). *Natk. Tijdschr. Ned. Ind.*, vol. 93, pp. 56-95.
- STREMMER, H., (1911), Die Säugetiere mit Ausnahme der Proboscider. In: *Die Pithecanthropus-Schichten auf Java, Geologische und Paläontologische Ergebnisse der Trinil Expedition (1907-1908)*. Leipzig, pp. 82-150, 10 figs., pls. 16-20.
- TAYLOR, E. H., (1934), Philippine Land Mammals. Monographs Bureau of Science, 30, 548 pp., 25 pls.
- THOMAS, O., (1895), Preliminary diagnoses of new Mammals from Northern Luzon, collected by Mr. John Whitehead. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 6, vol. 16, pp. 160-164.
- (1898), On the Mammals obtained by Mr. John Whitehead during his recent expedition to the Philippines. With field notes by the collector. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, vol. 14, pp. 377-412, pls. 30-36.
- (1903), Exhibition of specimens and description of new species of Mammals from New Guinea. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, vol. 2, pp. 196, 198-202, pl. 23.
- (1906a), Arrangement of the Australian Rats hitherto referred to *Conilurus*, with remarks on the structure and evolution of their molar cusps. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, vol. 17, pp. 81-85.
- (1906b), New Mammals from the Australian region. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, vol. 17, pp. 324-332.
- (1908), The genera and subgenera of the *Sciuropterus* group with the description of three new species. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 8, vol. 1, pp. 1-8.
- (1909), On the North Australian Rats referred to the genus *Mesembriomys*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 8, vol. 3, pp. 372-374.
- (1910), New genera of Australasian Muridae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 8, vol. 6, pp. 506-508.
- (1915), Notes on the Asiatic Bamboo-Rats (*Rhizomys* etc.). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 8, vol. 16, pp. 56-61.
- (1922), A subdivision of the genus *Uromys*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 9, vol. 9, pp. 260-261.
- TROUESSART, E. L., (1897-1899), *Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium*. Berlin, 2nd ed., pts. I-III (VI + V + 1-664 pp.), 1897; pts. IV-V (V + 665-1264 pp.), 1898; pt. VI (pp. 1265-1469), 1899.
- (1904-1905), *Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium. Quinquennale supplementum*. Berlin, IV + 1-550 pp., 1904; pp. 551-929, 1905.
- WEBER, M., (1890), *Mammalia from the Malay Archipelago I*. *Zool. Ergebn. Reise Nied. Ost Ind.*, vol. 1, pp. 93-114.
- (1928), *Die Säugetiere*. 2nd ed., vol. 2, Jena. XXIV + 898 pp., 573 figs.

Leiden, April 8, 1936.

ON DEVELOPMENT, GROWTH AND DISTRIBUTION  
OF CARCINIDES MAENAS (L.)

BY

G. J. BROEKHUYSEN JR.

TABLE OF CONTENTS

	Page
I. Introduction . . . . .	257
II. The sexual organs and the periodicity in their function . . . . .	259
III. The attachment of the eggs to the parent animal . . . . .	277
IV. The number of eggs . . . . .	284
V. The care for the eggs by the parent animal . . . . .	285
VI. The "Eierschutzreflex" of Bethe . . . . .	287
VII. The development of the eggs in the period between February 1934 till and inclusive November 1935 in the surroundings of Den Helder and the detrimental influence that was caused by a temporary very low temperature of the water . . . . .	292
VIII. The distribution in connection with the salinity of the water . . . . .	310
IX. The limits of salinity for the development of the eggs . . . . .	325
X. The moult and the months of the year in which this occurs . . . . .	357
XI. Determination of the age . . . . .	365
XII. Sex ratio . . . . .	382

I

INTRODUCTION

The investigation dealt with in the present paper took place at the Zoological Station of the "Nederlandsche Dierkundige Vereniging", Den Helder, where I was working from the latter half of 1933 until July 1936.

The original aim of this investigation was to try and analyse and to explain the distribution of *Carcinides maenas* (L.), which, at least in the surroundings of Den Helder, appeared to be very characteristic. Everything seemed to point to the distribution of this animal being susceptible to comparatively small differences in salinity.

As full-grown crabs were less suitable animals for experimental



purposes, I experimented with their eggs. The rearing of the eggs in my opinion gave rise to interesting questions as regards the influence of temperature and salinity on their development; but the results did not explain the distribution of the full-grown animals. It appeared, though, that the distribution of the full-grown crabs during the period when their eggs develop, is favourable for this development. From the experiments, however, it also appeared that it was not possible without any further data to find an explanation for the distribution of the full-grown animals by merely considering the development of the eggs, and as such they did not come up to the expectations I had fostered. The typical distribution of this crab therefore, still needs an explanation based on experiments.

During the rearing of the eggs my interest in questions connected with the propagation of this animal grew. As, owing to the fairly intense fishery in the part of the sea in the vicinity of Den Helder by the fishing fleet (see Chart I), I could obtain as much new crab-material as I wanted all through the year, whereby the place of origin was more or less accurately known, I decided not merely to limit myself to study the relation between differences of salinity and the characteristic distribution of *Carcinides maenas*, but also to extend the investigation to everything connected with propagation, growth, and age of this species.

Soon I learned that little was known for certain about the behaviour of this most common Brachyuran. Thoroughly investigated though this animal may have been systematically and in some respects physiologically, we are but poorly informed of its biology. No doubt there is some connection between this and the fact that *Carcinides maenas* is of little value as an article of food.

I want to express here my gratitude towards my friend Dr. J. VERWEY. Repeated exchange of thoughts and his lively interest in the work have greatly assisted the investigation. It was Dr. VERWEY again who first advised me to undertake this work.

I am also much obliged to the Staff of the Zoological Station for the willingness with which they were always ready to assist me.

The "Zuiderzee-Commissie" put at my disposal data regarding catches in the old Zuiderzee. I here tender them my best thanks.

I much appreciated the manner in which the Submarine Service of the Royal Navy assisted me by procuring the necessary seawater, taken from the open. I am glad I can thank them here for their willingness to help me.

## II

### THE SEXUAL ORGANS AND THE PERIODICITY IN THEIR FUNCTION

Before the eggs of *Brachyura* attach themselves to the endopodites of the pleopods they have already been fertilized by the spermatozoa which amass after each copulation in the "copulatory pouches" of the female. In many *Brachyura* for a copulation it is necessary that the female has just moulted, and is still soft. In a few species the female copulates while being hard.

Copulation in a hard state seems to be the rule with a few tropical crab species, such as *Portunus* (*Portunus*) *pelagicus* (L.) (= *Neptunus pelagicus*) (one case observed by VERWEY) and *Uca pugilator* Bosc (five cases observed by PEARSE). In the case of *P. pelagicus* the female had moulted five days before the copulation, but was already hard during the copulation. (From unpublished observations, which Dr. VERWEY kindly put at my disposal, it appeared that this female was indeed embraced by the male immediately after the moult but not before five days later the copulation properly took place). A few other Decapoda not belonging to the *Brachyura* are also known to copulate in a hard state. HERRICK (1896, 1909), e.g., mentions this for *Homarus americanus* H. M. Edw. Also *Cambarus affinis* (Say) copulates, as ANDREWS (1904, 1910) ascertained, in a hard state. Yet in his opinion at least for the males there is a kind of mating season.

In spite of the fact that various Decapoda females can also copulate in a hard state, CHIDESTER (1911) thinks it probable that for a successful copulation the female should be soft.

CHURCHILL (1917-1918) ascertained that the copulating female of *Callinectes sapidus* Rathb. is soft. WILLIAMSON (1904) mentions it for *Cancer pagurus* L. ANDERTON (1909) ascertains the same fact for *Homarus gammarus* L. (= *Homarus vulgaris* H. M. Edw.), so this is contrary to what HERRICK states for *Homarus americanus*. Also *Crangon crangon* L. (= *C. vulgaris* F.) females copulate only when they have just moulted (HAVINGA, 1930).

BROCCHI (1875) was of opinion that copulating of the females in a soft state indicated that the organs of copulation of the males were relatively too large for the sexual organs of the females.

Of *Carcinides maenas* it is known that the females only copulate when they have just moulted and are therefore still soft. (BOUCHARD-CHANTRAN, 1833; LAFRESNAYE, 1848; BELL, 1853; HERRICK, 1896; BETHE, 1897; SCHELLENBERG, 1928). The way

in which the male that wants to copulate finds its partner is not yet quite clear; there are two opinions about it.

The first is that it is largely due to a chemical sense. It is supposed that the newly moulted and still soft female chemically attracts the male.

Defenders of this view are: BETHE (1897) and BALSS (1927). The former observed that a male *Carcinides maenas* became restless when a newly moulted female was added, whereas hard females did not cause any reaction in the male. According to him the soft female probable produces a chemical stimulus by which the males are attracted. Yet on page 169 he says to have seen two males "in einer halben Kopulationsumschlingung". BALSS considers the fact that the males possess more sense-hairs than the females, an argument in favour of this view.

The second view is that only the sense of touch plays a part in finding the female. In many cases the female of the Decapoda seems to be inclined for a shorter or longer period to drop into a state of motionlessness when touched. The males do not seem to possess this inclination. When a male comes into touch with another male, they are both aggressive and copulation is made impossible (even though attempts are sometimes made). When, however, a male comes into touch with a female, the latter becomes passive and the male easily can proceed to copulation.

This view was defended by CHIDESTER (1911), who worked with *Carcinides maenas*, *Cancer irroratus* Say and *Ovalipes ocellatus* (Herbst) (= *Platyonychus ocellatus*), and found that when he replaced the soft females which were carried by the males by hard males, yet the first males tried to copulate with them. In case the added males objected very much, the other males tried to make them passive just as they successfully had done with the hard and soft females. From this CHIDESTER draws the conclusion that it is not correct to speak of a distinction of the sexes, but that the opposition experienced by a male who wants to copulate with another male makes it only possible for a male to copulate with females. So the "trial and error" principle would come into play here. A weak point in these investigations is, in my opinion, that males were used which carried females with them, and which, when these are taken away, probably become sexually hypersensitive. CHIDESTER could not induce two specimens of different species to copulate.

ANDREWS (1910), on the contrary, showed that *Cambarus affinis* can copulate with *Cambarus virilis* (Hagen). It further appeared to him that females which had copulated and carried a "spermatophore-plug"<sup>1)</sup> or berried females

<sup>1)</sup> After the copulation the copulatory pouch in the body of the female is shut off by means of a plug which in some species, as *Callinectes sapidus*

could not be brought into a passive condition, as a result of which copulation was out of the question. If he added a female to a male, it appeared that the greater part of the males only reacted in case the female touched them. From his experiments he draws the conclusion that in *Cambarus* the sexes only distinguish each other by a difference received by muscle and touchsense and not in effect upon any other sense organ.

WILLIAMSON (1904) stated that once a very soft female which was added to a male *Cancer pagurus*, found this male and by a passive attitude enabled the male to copulate with it.

PEARCE (1909), who chiefly used *Cambarus virilis*, *C. diogenes* Girard and *C. blandingi* (Harlan) *acutus* Girard, found more copulating pairs when he had scraped them together, that is, had brought them into touch with each other than when he omitted to do so. This is very demonstrative and points to the importance of the bringing into touch.

The conclusion he draws from his experiments is that the sexual union is more or less a question of good fortune, and that – though it may be the rule – the male does not always play a leading part. DEARBORN (1899) observed that a “blindfolded” male seized an other male and tried to copulate with it, a thing he had never seen to occur with normal animals. Led by this phenomenon he thought that, perhaps, the sexes recognized each other by sight. HOLMES (1903) proved that the Amphipods *Hyaletella* spec. and *Gammarus fasciatus* Say also copulated thanks to the temporary passiveness of the female. In these experiments, however, also males were used which already carried a female with them.

So up till now more observations are known in favour of the second view and I myself am inclined to give preference to the second. Also for *Carcinides*, of which only soft females copulate, which some authors consider to be brought about by a chemical stimulus originating from the soft female. It is, however, curious to note that the males carry the females already some days before the moulting. Instead of having recourse to a chemical stimulus originating from the soft female in my opinion it is preferable to suppose that it is easiest for the male of *Carcinides maenas* to put the female to passiveness in the period immediately before, during, and immediately after the moulting of the latter. Further investigation in this direction, however, is necessary before we can say anything for certain about this point.

Already LAFRESNAYE (1848) thought that the males made use of the moment when the females are soft, because then they can resist least. Also CHIDESTER (1911) shares this opinion and he doubts whether HAY's (1895) view that the male Blue Crab (*Callinectes sapidus*) can distinguish the female that is shortly going to moult from the other females is correct.

---

(according to CHURCHILL) and *Liocarcinus holsatus* (F.) (= *Portunus holsatus*) (own observation) projects from the vulvae.



The copulation act itself of *Carcinides maenas* has been minutely described by various investigators (LAFRESNAYE, 1848; BROCCHI, 1875; BETHE, 1897; WILLIAMSON, 1903, 1904; SCHELLENBERG, 1928; DONS, 1932), and I can suffice in referring to them. Probable one successful copulation is sufficient for the fertilization of at least two clusters of eggs. Whether it is possible for *Carcinides maenas* to copulate more than once with only a short interval, is not known to me. As far as I know, however, this has so far never been stated. It is not likely, the soft animals hardening fairly quickly in the high summer temperature of the water (see Chapter X). Of other Decapoda, however, it is known that either the male or the female copulates more than once.

HERRICK (1909), e.g., observed that the males as well as the females of *Homarus americanus* copulate several times successively. PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) state this for the males of *Eriocheir sinensis* H.M. Edw.. HAY (1915-1916) mentions the same for *Callinectes sapidus* and ANDREWS (1904) found that the male as well as the female of *Cambarus affinis* can repeat the copulation act. He himself, however, says that the "copulatory pouch" (see further on) of the female is shut off by means of a "white plug of waxy substance" after copulation, which indicates that at least the female copulates only once.

During the copulation the male crab deposits his spermatophores in two pouch-like organs, the so called "copulatory pouches". According to BROCCHI (1875) and HERRICK (1896) these "copulatory pouches" have been discovered in *Brachyura* by MILNE EDWARDS. Here they are no more than enlarged portions of the oviduct. The female sexual organs of *Carcinides maenas* are paired and they are connected with each other about below the center of the carapax (Pl. III, fig. 2). Quite near the openings of the two oviducts there are the copulatory pouches, especially clearly visible in newly moulted females which have just copulated, then they are swollen and filled with the male sexual products. The latter forms in a relatively short time a cheeselike substance which becomes visible by pressure on the copulatory pouches. In animals which moulted only recently, but were already hard I nearly always found still considerable swollen copulatory pouches; but the cheeselike substance had then given way to a more liquid substance. In animals which had moulted on an older date I could no longer recognize the copulatory pouches as such with the naked eye.

WILLIAMSON (1904) deals elaborately with *Cancer pagurus* and also mentions in this respect *Carcinides maenas*. For further details I refer to his paper. (See also in this connection: HALLEZ, 1874; BROCCHI, 1875; CANO, 1891).

If we open a female *Carcinides* which moulted a rather long time ago and examine the region of the oviduct where in the soft females the then considerably swollen copulatory pouch is to be found, the male sexual products appear to have gathered and have formed a whitish ribbon-shaped zone (fig. 1). (CHURCHILL (1917-1918) gives of *Callinectes sapidus*, in which exactly the same thing occurs, a very clear illustration). Apparently the spermatozoa occur as such and not as spermatophores in the copulatory pouch.<sup>1)</sup>

In *Carcinides* I could not discover any spermatophores in the white ribbon-shaped zone; probably only spermatozoa are found here. Where the fertilization of the eggs takes place, whether this happens while the eggs are still in the ovary, or whether this occurs while the eggs pass the mass of spermatozoa in the copulatory pouch (see CHURCHILL, 1917-1918, and CANO, 1891) this is still an open question.

The spermatozoa can keep their vitality for a long time. This is already indicated by the fact that in various Decapoda copulation is not at once followed by egg laying. A long time may elapse between these two actions.

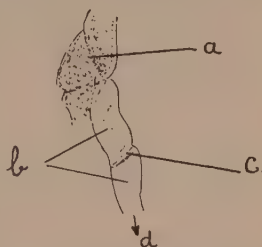


Fig. 1. Distal part of an ovary of *Carcinides maenas*, a comparatively long time after moulting. *a*. nearly ripe ova; *b*. copulatory-pouch; *c*. ribbon-like mass of spermatozoa; *d*. vulva. About twice natural size.

<sup>1)</sup> WILLIAMSON (1904) says: "according to DUVERNOY sea-water causes the spermatophores to burst" and thus he apparently explains the fact that copulatory pouches contain spermatozoa instead of spermatophores. In his detailed description of the procedure in *Cancer pagurus* he states that, considering the manner in which the spermatophores reach the copulatory pouches, in this way no seawater can enter. I therefore, fail to see any connection between the two observations. HALLEZ (1874) thinks that the male sexual products only wholly mature after being for some days in the copulatory pouches. According to CHURCHILL (1917-1918) also in the copulatory pouches of *Callinectes sapidus* the spermatozoa leave the spermatophores.

So CHURCHILL (1917-1918) showed that in the greater part of the fertilized females of *Callinectes sapidus* the eggs are deposited nine to ten months after copulation. He further demonstrated that after one copulation the eggs could be fertilized in two consecutive summers. According to RATHBUN (1895) MITCHELL stated that the female copulates once only, that is in its third year. In its fourth year the first eggs are produced. PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) state that the eggs of *Eriocheir sinensis* are deposited within twentyfour hours after the copulation or not at all. WILLIAMSON (1900) states for *Cancer pagurus* that one copulation is sufficient for two successive bunches of eggs. Four or five months after the copulation the first eggs are produced but it occurs, and in his opinion, it is the rule, that the eggs do not come until fourteen months later. COSTE (1858) states for *Maia squinado* (Herbst) that one copulation suffices for the fertilization of two successive groups of eggs. DUNCKER (1934) could even ascertain that *Sesarma* (*Holometopus*) *cinereum* (Bosc) produced developing eggs five times consecutively whereas the animal had copulated only once. In *Homarus americanus* production of the eggs – according to HERRICK (1896) – follows some days (exception) to some weeks (rule) after copulation. In his opinion the vitality of the spermatozoa may last one to two years or longer. In *Astacus astacus* (L.) (= *A. fluviatilis* Gron.) according to CHANTRAN (1872) two to fortyfive days elapse and according to BATE (1880) ten to fortyfive days between copulation and production of eggs. ANDERTON (1904) found for *Homarus gammarus* about two months. ANDREWS (1904) states that *Cambarus affinis* females copulated in autumn and did not produce eggs until the next spring. From MAYER's observation (1877) that in *Pagurus prideauxii* Leach the producing of eggs need not be preceded by moulting, may perhaps be inferred that also in this case one copulation is sufficient to fertilize the eggs a few times.

As we shall see in Chapter X the period of moulting and therefore also the period of copulation for *Carcinides* is during the months of July, August, September, while from medio November to about medio December about 60 % of the females produce eggs. The time elapsing for *Carcinides* after copulation before the eggs are produced is in this case minimal one and a half months and maximal about four and a half months (see in this connection also the data on the degree of development of the sexual organs in recently moulted females, Table VI and VII). About 40 % of the females, however, do not produce eggs during November – December and it is highly probable that at least a great number of these will lay eggs in the next spring (see page 273). This means that the vitality of the spermatozoa may certainly amount to ten months, as it is impossible for the animals to copulate during this time, their period of moulting (see Chapter X) being during the summer months. Moreover I could ascertain that in *Carcinides* one copulation is sufficient twice to fertilize eggs. In the basins (see Chapter IX)

in which I kept females with eggs to study the influence of the salinity on their development, a few times females whose eggs were hatched, produced again eggs. Though the attachment of the eggs (see Chapter III) was a total failure, yet I could ascertain that at least the first cleavage stages were normal, which pointed to a normal fecundation of the eggs. In 1935, moreover, I isolated a few animals which had moulted in captivity and of which it was therefore almost certain they had not copulated. I continued to keep them isolated to see if any eggs that might be produced would develop normally. Three of these animals got eggs. One of them died immediately after the eggs were produced, so that practically all the eggs were lost. With one of the two others the eggs did not develop further than a very irregular cleavage stage. With the other animal the eggs developed – as far as I could see from the outside – normally. The percentage of eggs that did not develop was, however, rather high. In how far this is due to unnatural circumstances or lack of vital spermatozoa cannot be made out.

The number of data is still too small to say anything for certain, but I got the impression that also in *C. maenas* one copulation may be sufficient to ensure a normal development of the eggs that are produced one year after this copulation. This however, need not be the rule.

Comparatively little is known of the exact time of the year when *Carcinides maenas* produces its eggs. The most detailed data we owe to WILLIAMSON (1903, 1904), who observes that *C. maenas* gets eggs in October. In that period he opened a number of females and found part of them to possess orange ovaries, filled with almost ripe eggs and another part with little developed ovaries. He thought he could almost distinguish the two groups externally: the animals with little developed ovaries then had only recently moulted, namely in the preceding summer. (From this it appears that he did not know the moulting periods of *Carcinides maenas*). The eggs in his experiments hatched about May or July. In the tidal-zone he found berried females all through the year, with eggs showing various stages of development. This, in his opinion, points to a "more or less extended spawning season". As regards the stages of development of the eggs in the various times of the year WILLIAMSON found in January eggs with eye pigment (only one animal investigated). In April he found that the greater part of twenty three animals



possessed eggs which would hatch shortly. The remaining animals had eggs in an earlier stage of development. In May he found animals with hatching eggs as well as eggs in an earlier stage of development. In June most of them had orange-coloured eggs (so at a rather early stage), one animal had eggs about to hatch. In September he found a female with eggs in a far-advanced state of development.

Though these data are based on a very scanty number of individuals, they correspond with the facts ascertained for *Carcinides maenas* living in the vicinity of Den Helder.

LO BIANCO (1888) states that *C. maenas* propagates in the Mediterranean from November to April.

JORGENSEN (1918) examined early in December, some recently spawned eggs. A *Carcinides* examined in April had eggs apparently almost ready to hatch.

In the Plymouth Marine Fauna 1931 the following is said about *C. maenas* females with eggs: "females in berry, Jan.-Apr. (W. G., R. A. T.)<sup>1</sup>: May-Aug. (W. G.): Nov. (R. A. T.): Dec. (W. G., R. A. T.):... berried females from Dec. to Nov., chiefly Feb.-Mar.... (M. V. L.)<sup>2</sup>."

DONS (1932) examined berried females during the whole year.

During the years 1934 and 1935 I regularly controlled the percentage of berried females to be found in the crab-catches bought from the fishermen. By doing so I hoped to ascertain the dates of producing eggs and the dates of hatching. The material originated from three regions differing more or less in salinity. The results obtained are stated in month-averages in the Tables I, II, III, IV, whereby the three regions are kept separated. Moreover I added a few data for 1933, borrowed from the diary of the Zoological Station at Den Helder.

From the tables it appears that the data in connection with the crabs of "Texelstroom" only are fairly complete. The data about the Harbour and "Balgzand" are too fragmentary and moreover subject to great variations, whereas the data of the region beyond the fairway are based on too small a number of individuals caused by the fact that *Carcinides* is comparatively rare in this region (see Chapter VIII). Therefore we should only consider the table for the crabs of "Texelstroom". Here data are lacking for the years 1934 and 1935 for a period of

---

<sup>1</sup>) W. GARSTANG, R. A. TODD.

<sup>2</sup>) M. V. LEBOUR.

five months. For three out of five months data are available on crabs in the Harbour and the part beyond. In spite of possible – though not probable – differences between each of

TABLE I

*Reede van Texel*

TABLE II

*Nieuwediep harbour and the Balgzand*

Date	Percentage of berried females	Number of berried females	Number of females	Catches	Date	Percentage of berried females	Number of berried females	Number of females	Catches
1-'33	—	—	—	—	1-'33	—	—	—	—
2	—	—	—	—	2	—	—	—	—
3	—	—	—	—	3	—	—	—	—
4	—	—	—	—	4	—	—	—	—
5	—	—	—	—	5	—	—	—	—
6	12.2	6	49	2	6	—	—	—	—
7	7.9	39	545	4	7	42.4	59	139	4
8	0.4	5	953	16	8	—	—	—	—
9	—	—	—	—	9	3.8	1	26	1
10	6.2	4	65	1	10	—	—	—	—
11	—	—	—	—	11	9.5	30	317	1
12	—	—	—	—	12	—	—	—	—
1-'34	—	—	—	—	1-'34	—	—	—	—
2	58.5	398	680	3	2	34.8	8	23	2
3	59.8	917	1533	9	3	14.3	2	14	2
4	53.6	156	291	6	4	20.2	18	89	1
5	86.4	388	449	2	5	67.2	39	58	1
6	40.0	20	50	1	6	16.2	21	130	2
7	—	—	—	—	7	29.4	143	486	4
8	—	—	—	—	8	—	—	—	—
9	0.0	0	318	9	9	—	—	—	—
10	0.0	0	184	2	10	0.2	2	910	4
11	26.8	352	1314	16	11	—	—	—	—
12	—	—	—	—	12	9.1	2	22	1
1-'35	75.3	1804	2395	21	1-'35	28.8	67	233	9
2	72.6	427	588	9	2	54.5	6	11	1
3	66.9	263	393	9	3	—	—	—	—
4	56.7	85	150	8	4	—	—	—	—
5	59.4	528	889	4	5	50.7	69	136	1
6	13.8	116	841	7	6	—	—	—	—
7	—	—	—	—	7	53.4	278	521	2
8	4.9	6	123	10	8	2.0	1	51	2
9	1.9	2	106	4	9	1.4	8	573	3
10	6.0	43	717	5	10	0.0	0	450	1
11	36.2	534	1476	3	11	—	—	—	—

TABLE III  
*Beyond the fairway*

TABLE IV  
*Summary of all data*

Date	Percentage of berried females	Number of berried females	Number of females	Catches	Date	Percentage of berried females	Number of berried females	Number of females	Catches
1-'33	-	-	-	-	1-'33	-	-	-	-
2	-	-	-	-	2	-	-	-	-
3	-	-	-	-	3	-	-	-	-
4	-	-	-	-	4	-	-	-	-
5	-	-	-	-	5	-	-	-	-
6	-	-	-	-	6	12.2	6	49	2
7	18.4	7	38	4	7	14.5	105	722	12
8	-	-	-	-	8	0.5	5	953	16
9	-	-	-	-	9	3.8	1	26	1
10	-	-	-	-	10	6.2	4	65	1
11	-	-	-	-	11	9.5	30	317	1
12	-	-	-	-	12	-	-	-	-
1-'34	-	-	-	-	1-'34	-	-	-	-
2	30.4	7	23	1	2	56.9	413	726	6
3	64.6	388	601	23	3	60.8	1307	2148	34
4	40	10	25	4	4	45.5	184	405	11
5	33	1	3	1	5	83.9	428	510	4
6	17.6	6	34	8	6	22.0	47	214	11
7	12.5	4	24	2	7	28.8	147	510	6
8	-	-	-	-	8	-	-	-	-
9	0	0	17	5	9	0	0	335	14
10	0	0	16	3	10	0.2	2	1110	9
11	10.5	6	57	5	11	26.1	358	1371	21
12	-	-	-	-	12	9.1	2	22	1
1-'35	44.4	4	9	2	1-'35	71.1	1875	2637	32
2	31.2	5	16	6	2	71.2	438	615	16
3	33.8	27	80	13	3	61.3	290	473	22
4	0	0	2	2	4	55.9	85	152	10
5	33.3	1	3	3	5	58.2	598	1028	8
6	7.7	1	13	2	6	13.7	117	854	9
7	3.2	1	31	2	7	50.5	279	552	4
8	-	-	-	-	8	4.0	7	174	12
9	-	-	-	-	9	1.5	10	679	7
10	-	-	-	-	10	3.7	43	1167	6
11	-	-	-	-	11	36.2	534	1476	3
Total number of observed female crabs					19290				

the regions separately, Table IV, in which all data have been taken into account, in my opinion gives the most complete idea. This table shows that the percentage of berried females is really very low and nearing zero only for three months. These months are August, September and October, the first two of which exactly cover the principal moulting period of the females (see Chapter X). Another striking feature is that in November the percentage of egg bearing crabs increases and remains on an average of 50-60 % for the winter months and the early spring.

This rise is a fairly sudden one as appears from the table below:

Date	% of ♀ ♀ with ova	Number of ♀ ♀ with ova	Number of ♀ ♀ without visible <i>Sacculina</i> infection
17-10-'35	0.6	1	168
22-10	8.1	17	210
24-10	9.9	24	242
1-11	16.3	89	547
18-11	36.2	130	359
27-11	55.3	315	570
18-12	62.5	333	533

In 1935 we see that in June the percentage suddenly drops severely and again in the next month it amounts to 50 %. This points to hatching of the eggs in June followed by production of eggs in July. In 1934 we also find a severe drop in June, but this is not followed by an important rise. The possibility is not excluded that the influence of the extraordinarily cold month in the preceding winter is to be felt here, but I do not think this very likely.

The data obtained, therefore, suggest two periods of production of eggs, the first from November to December and the second during the spring and the early summer. The former is very marked, whereas the latter following very soon after the hatching of the winter eggs, is little pronounced. These two periods are even clearer shown in Table XIII (Chapter VII). In this chapter the development of the eggs is further discussed.

We now may rise the question what animals produce eggs in the spring and in the early summer. There are two possibilities:



a. Exclusively the animals belonging to the about 40 % which did not produce eggs in November-December.

b. They may be animals which have just had winter eggs as well as animals which have not yet had eggs.

To get an insight into this matter I opened a number of animals at different times of the year to follow the development of the sexual organs. The data I obtained in this way are given in Tables V-VIII. A distinction was made between berried females

TABLE V

*Females*

	Nearly ripe ova		Relatively old ova		Young ova		Undeveloped ova		Remarks
Date	Number	Percent-age	Number	Percent-age	Number	Percent-age	Number	Percent-age	
10-5-'35	11	50	—	—	—	—	11	50	
17-5	25	32.1	—	—	—	—	53	67.9	
4-6	36	37.5	—	—	—	—	60	62.5	
28-7	37	37.8	—	—	—	—	61	62.2	
6-8	2 <sup>1)</sup>	25	—	—	—	—	6	75	1) one is not certain.
14-8	2	40	—	—	—	—	3	60	
15-8	0	0	—	—	—	—	11	100	
24-8	3	42.9	—	—	—	—	4	57.1	
18-9	25	64.1	—	—	—	—	14	35.9	
8-10	35	71.4	—	—	—	—	14	28.6	
22-10	68 <sup>2)</sup>	82.9	—	—	—	—	14	17.1	2) 1 of these had a yellow ova.
1-11	59	73.8	—	—	—	—	21	26.3	
19-11	50	51.5	—	—	—	—	47 <sup>3)</sup>	48.5	3) most of these had ov a very young stage, 8 these had a few oran coloured ova.
27-11	61 <sup>4)</sup>	51.3	—	—	14	11.8	44	37	4) 6 of these had a orange-coloured ova.
18-12	30 <sup>5)</sup>	33.3	—	—	30	33.3	30	33.3	5) 5 of these had a orange-coloured ova.
30-3-'36	16 <sup>6)</sup>	18	26	29.2	43	48.3	4	4.5	6) 8 of these had a orange-coloured ova.
4-4	15 <sup>7)</sup>	14.6	37	35.9	36	35	15	14.6	7) 2 of these had a orange-coloured ova.
7, 8-5	16 <sup>8)</sup>	26.2	21	34.4	13 <sup>9)</sup>	21.3	11	18	8) 1 of these had a orange-coloured ova.
									9) 2 of these are not cert

and unberried females. The latter again are subdivided into normal females, females which had recently moulted and females which were about to moult. It is obvious that the distinction of the stages of development of the ovary is rather subjective. Only the almost ripe ova were clearly distinguishable, the ovary being much swollen in this case and packed with orange or yellow-coloured eggs. The differences between the other stages of development were not so marked and it was not always possible to distinguish them sharply. As a rule, however, it could be done.

TABLE VI  
*Females just moulted*

Date	Nearly ripe ova		Relatively old ova		Young ova		Undeveloped ova		Remarks
	Number	Percent-age	Number	Percent-age	Number	Percent-age	Number	Percent-age	
5-5-'35	—	—	—	—	—	—	17 <sup>1)</sup>	100	<sup>1)</sup> 1 of these had probably not yet copulated.
5-7	—	—	—	—	—	—	5	100	
5-8	—	—	—	—	—	—	14	93.3	<sup>2)</sup> had a few orange coloured ova.
5-8	1 <sup>2)</sup>	6.7	—	—	—	—	17	94.4	
5-8	1	5.6	—	—	—	—	10	83.3	<sup>3)</sup> a few orange-coloured ova.
5-9	2	16.7	—	—	—	—	17	94.4	
5-10	1 <sup>3)</sup>	5.6	—	—	—	—	4	80	
5-10	1	20	—	—	—	—	2	100	
5-11	—	—	—	—	—	—			
5-11	—	—	—	—	—	—			

From Table VI it appears that in recently moulted females we generally find practically undeveloped ova (of ninety-two investigated animals I found eighty-six with practically undeveloped eggs. Among six with highly developed eggs two probably had abnormally developed eggs (see also MEEK, 1918 in this connection)).

(WILLIAMSON (1900) found something similar in *Cancer pagurus*, viz., most of the recently moulted animals possessed slightly developed ovaries).

Judging from the state of the copulatory pouches ninety-one out of ninety-two animals which had recently moulted had copulated.<sup>1)</sup>

In animals which moulted in captivity without the presence of a male, I found clearly visible, but flat "copulatory pouches".

It appears that practically not a single recently moulted female escapes fertilization.

Of the sixteen investigated animals which were about to moult two possessed almost ripe eggs in the ovary. Curiously enough, judging from the state of the copulatory pouches one of these animals had probably copulated (table VI).

TABLE VII  
*Females moulting*

Date	Nearly ripe ova	Relatively old ova	Young ova	Undeveloped ova	Remarks
	Number	Number	Number	Number	
10-5-'35	1	—	—	—	
14-8	—	—	—	3	
15-8	—	—	—	1	
24-8	—	—	—	4	
8-10	1	—	—	6 <sup>1)</sup>	<sup>1)</sup> 1 of them had copul

If we compare table V of the females without eggs with Table VIII of females with eggs, it fairly clearly appears that the stage of development of the eggs in the ovary for the berried females lays far behind that of the unberried females.

After comparing the data of the two tables given above, I think I may draw the conclusion that probably the greater part of the animals that produce eggs in the spring are females that did not do so in the preceding autumn. Those which produce eggs later in the summer for the greater part probably consist of animals that had eggs already in the winter (cf. page 269). In how far the females which, therefore, very probably only produce eggs in the spring or early summer (of which the development thanks to the high temperature of the water will

<sup>1)</sup> Practically all recently moulted animals I laid hands on, and which I opened, had highly swollen "copulatory pouches". CHURCHILL (1917-1918) found that all of threehundred sexually mature female *Callinectes sapidus* had copulated.

not last much longer than one or two months, contrary to the winter eggs (see Chapter VII) produce again eggs later in the year is not immediately to be inferred from these data.

In my opinion, considering the above, it is almost certain, or at any rate highly probable, that fifty to sixty per cent. of the females produce eggs a few months after moulting, in the autumn. These eggs hatch about May. About that time probably

TABLE VIII

*Berried females*

Date	Nearly ripe ova		Relatively old ova		Young ova		Undeveloped ova		Remarks
	Number	Percent-age	Number	Percent-age	Number	Percent-age	Number	Percent-age	
9-5-'35	1	33.3	—	—	—	—	2	66.7	1) some eggs had not yet passed the vulvae.
2-10	1 <sup>1)</sup>	6.3	—	—	—	—	15	93.8	
4-10	2 <sup>2)</sup>	10.5	—	—	—	—	17	89.5	2) a few eggs had passed the vulvae.
3-12	—	—	—	—	1	4.0	24	96.0	3) not quite certain. 4) of 2 of these it was not quite certain.
9-3-'36	1 <sup>3)</sup>	1	12 <sup>4)</sup>	12	—	—	87	87	
4-4	—	—	1	1.2	3	3.7	78	95.1	5) 1 of these had a few orange-coloured ova.
7, 8-5	2 <sup>5)</sup>	2.8	5	7.0	14	19.7	50	70	

a great part of the about forty per cent. of the females which did not produce eggs in the autumn, do so. In how far these animals before moulting may produce eggs for a second time is not to be said without further data. Much time, however, is not left to them, as (Chapter X) the time of moulting begins already in July. A part of the animals that have had winter eggs may produce eggs for a second time.

As I was interested to know if also the males of *Carcinides maenas* show a periodicity in the function of their sexual organs, I opened a number of these at various periods of the year.

The male sexual organs of *Carcinides* are very simple of structure. They consist of one pair entirely separated (BROCCHI, 1875) tubular organs (see Pl. III, fig. 1) which at one end gradually



become narrower and are rather strongly tortuous. At the other end they open at the basis of the last pair of pereopods. (In *Maia squinado* – according to BROCCHI, 1875 – and in *Cancer pagurus* – according to WILLIAMSON, 1900 – there is a connection

TABLE IX

Males

TABLE X

Males moulting or just moulted

Genital tubes are swollen			Genital tubes are not swollen		Remarks	Genital tubes are swollen		Genital tubes are not swollen		Remarks
Date	Number	Percent-age	Number	Percent-age		Number	Percent-age	Number	Percent-age	
28-7-'35	1	100	—	—						
6-8	14	73.6	5	26.3		1	50	1	50	
24-8	15	100	—	—		5	83.3	1	16.7	
15-8	18	85.7	3	14.3		1 <sup>1)</sup>				1) had not moulted.
25-9	27	100	—	—						
8-10	25 <sup>1)</sup>	100	—	—	1) 3 of these probably had no spermatophores in the genital tubes.	12	92.3	1	7.7	
22-10	49 <sup>2)</sup>	100	—	—	2) 4 of these had no spermatophores in the farthest end of the genital tubes.	5 <sup>2)</sup>	100	—	—	2) 3 had yet moulted
19-11	30 <sup>3)</sup>	100	—	—	3) some of these seem to have empty genital tubes, but under the microscope I could see some spermatophores in them. 1 of these had a carapace breadth of 6.3 cm.					
18-12	25	100	—	—						
30-3-'36	75 <sup>4)</sup>	100	—	—	4) there were some individual differences in the colour of the genital tubes.					
4-4	100	100	—	—						
7, 8-5	94 <sup>5)</sup>	100			5) there were some individual differences, but all the genital tubes contained spermatophores.	4 <sup>3)</sup>	100	—	—	3) 3 of them had not moulted.

between the left and the right genital tube). From the basis of the last pair of pereopods a penis runs as far as the beginning of the hollow of the first pair of copulatory organs. WILLIAMSON elaborately describes the function of the copulatory organs of *Cancer pagurus*; *Carcinides maenas* presumably in this respect corresponds completely with *Cancer pagurus*. For detailed data about structure, histology and sexual products we refer to the publications of KÖLLIKER (1843), HALLEZ (1874), BROCCHI (1875), GROBBEN (1878) and GIESBRECHT (1921).

In table IX I compiled the data of the opened males. This table shows that we cannot distinguish a clearly perceptible periodicity here. In nearly all cases I found genital tubes filled with spermatophores. The state of swollenness and the whitish colour of the sexual organs vary, it is true, a little but there is a strong evidence that practically all animals, as regards the development of their sexual organs, could copulate all the year round.

WILLIAMSON (1900) found that males of *Cancer pagurus* during the months of May, June, July, August, and September constantly showed filled genital tubes and he concluded that there is no periodicity and that, therefore, the males are mature all through the year. BROCCHI (1875), however, holds that the male sexual organs of the *Brachyura* show a periodicity.

Further it was also remarkable that most animals which had only recently moulted or which were about to do so, had strongly swollen whitish genital tubes (see Table X). Also this is, therefore, contrary to what we could ascertain for the females.

Finally I tried to ascertain the minimum size of sexually mature male and female *Carcinides*. Accordingly I measured the very smallest of nearly all ovigerous females I could lay hands on during my investigation. (As a rule the number of small animals was slight, because they nearly all passed through the meshes of the net). Dr. VERWEY, moreover, kindly put at my disposal a number of the smallest berried females he obtained from 1934 catches. The complete data are as follows:

Measure	Number of animals	Measure	Number of animals
1.9 cm	1	2.5 cm	12
2.0	1	2.6	7
2.1	—	2.7	12
2.2	2	2.8	8
2.3	3	2.9	21
2.4	2		

Moreover on 25-9-1935 I opened some still soft and small females (unberried). Judging from the state of their copulatory pouches they appeared to have copulated. The measures of these animals were: one of 2.4 cm; one of 2.9 cm; two of 3.0 cm; and two of 3.2 cm. Among a number of females which I opened on 24-10-1935, some animals under 3 cm had nearly ripe eggs in the ovaries, viz., one of 2.7 cm; one of 2.8 cm; four of 2.9 cm and six of 3.0 cm.

From this it follows that even females of 1.9-2.0 cm may be sexually mature and so in my opinion we may safely conclude that female *Carcinides* become sexually mature in their first year and probably after one summer (see Chapter XI), as already stated by ORTON (1913, 1936).

As regards the males I dispose of only a few data, which follow below. The data refer to animals I opened on May 26th 1936.

Measure	Particulars
2.1 cm	just moulted; feebly developed genital tubes, without spermatophores.
2.3	moulted not so long ago; genital tubes without spermatophores.
2.3	only the beginning of the genital tubes are filled with spermatophores.
2.4	just moulted; genital tubes are filled with spermatophores.
2.4	genital tubes are filled with spermatophores.
2.4	genital tubes macroscopically not visible.
2.6	moulted not so long ago; genital tubes without spermatophores.
2.7	just moulted; only the beginning of the genital tubes are filled with spermatophores.
3.0	moulted not so long ago; only the beginning of the genital tubes are filled with spermatophores.
3.1	moulting; genital tubes are filled with spermatophores.
3.1	moulting; genital tubes are filled with spermatophores.

From these data we may safely conclude that male *Carcinides* reach maturity at a size of about 2.5 to 3 cm. Of course it is difficult to say if the presence of spermatophores in the genital tubes is a proof of the animal's ability to copulate or not.

## III

## THE ATTACHMENT OF THE EGGS TO THE PARENT ANIMAL

The eggs of the Decapoda after having passed the vulvae are attached to the pleopods. The manner in which they are attached has for a long time been an open question. Various hypotheses were given, but the point could not be settled. As far as concerns the Brachyura a solution is still needed. The attachment of the eggs is of such a fundamental importance for the propagation that the different opinions may be briefly mentioned here.

CAVOLINI (1787) thought that internally the eggs were provided with a sticky material which could be drawn into threads in water.

ERDL (1843) also thought that at least in *Maia* the eggs in the parent animal were provided with a sticky material derived from a thick-walled pouch of the oviduct (by this thick-walled pouch he presumably means the "copulatory pouch", which previously also was suggested by CANO).

BELL (1853) stated that the egg was entirely surrounded by a thin layer of sticky material which was connected with the parent animal by means of a thread. When the eggs hatch, this layer is left as a capsule.

LEREBOULLET (1860) describes the production of eggs in *Astacus astacus*. As the principal spot of the cement glands he mentions the pleopods.

CHANTRAN (1870 and 1872) also saw the extrusion of the eggs and the cement in *Astacus astacus*. The sticky material was a mucus-like matter, by which the eggs were enveloped (see also LEREBOULLET). The extrusion of the eggs took one to a few hours.

BUMPUS (1891) thinks that in *Homarus americanus* the eggs are surrounded in the oviduct by cement which sticks to the "primary membrane" and makes the latter more waterproof and at the same time forms the "funiculus" by which the egg is affixed to the hairs of pleopods and abdomen.

CANO (1891) for the first time goes more into details. He investigated the copulatory pouches of various Brachyura and concluded that they secrete a fluid which, in his opinion, was merely liquid chitin. He saw the extruding of eggs in *Pisa*, *Illa* and *Maia*. When the eggs have left the vulvae they are deposited on the sternum. The female now stretches the abdomen and so forms an incubation-cavity, which is filled with water. At the same time the animal moves the pleopods, by which the eggs come into contact with the endopodite hairs, while the exopodites keep them in constant movement. — The forming of a perfect incubation-cavity is of great importance, as will be seen later on. — In the Peneides no sticky material occurs according to CANO, which, as he remarks, would be of no use, these animals not possessing an incubation-cavity in which this material might gather. Curiously enough *Dromia* — as regards the seat of the cement-glands — corresponds with the Macrura. Unlike the latter, however, *Dromia* does



possess an internal spermatophore pouch, consequently one would expect concurrence with *Brachyura*.

CANO remarks that MILNE EDWARDS (1834) tried to localize the seat of the cement-glands of lobsters in the oviduct; that ERDL (1843) considered the spermatophore-pouches as such and that BRAUN (1875, 1876-1877) found the real place (so he overlooks LEREBOULLET, 1860 in this matter). Perhaps his opinion that there is a certain connection between the place of fertilisation of the eggs and the seat of the cement-glands is right; though this has even now not yet been sufficiently proved.

EHRENBAUM (1894) gives data about the production of eggs in *Homarus gammarus*.

HERRICK (1896) gives a description of the same phenomenon in *Homarus americanus*. In this animal the sticky material needs a few hours to harden. HERRICK further says that the cement glands of *Homarus gammarus* and *Astacus astacus* occur in the pleopods.

WILLIAMSON (1904) by means of a very ingenious and original theory tried to explain the attachment of the eggs in *Cancer pagurus* and *Carcinides maenas*; this theory I shall discuss later.

ANDREWS (1904 and 1906) elaborately describes the production of eggs in *Cambarus affinis*. The cement glands here are principally found on the exopodite and the endopodite of the pleopods. He describes the typical rotating movements made by the female which just produced eggs, and which is of importance for the proper attachment of the eggs. The cement took more than twelve hours to harden. He tests WILLIAMSON's theory for *Cambarus affinis* and is convinced that it does not hold good for this species.

HERRICK (1909) describes the production of eggs in *Homarus americanus* more in detail than he did in 1896. Producing the eggs took a little more than four hours, but after half an hour the eggs were already attached. He describes the attachment of the eggs in detail in comparison to that in *Alpheus*, *Synalpheus longicarpus* (Herrick) and *Carcinides maenas*. He concludes that it is not quite clear how it takes place, and he is very sceptical as regards WILLIAMSON's theory on the subject.

CHURCHILL (1917-1918) who elaborately describes the biology of *Callinectes sapidus* gives good illustrations of the attachment of the eggs (see i.a. his plate XLVIII, fig. 7), namely exclusively on the endopodite hairs. He does not mention how the eggs are attached.

MARQUARD (1926) only states that the numerous eggs of *Eriocheir sinensis* are attached to the hairs of the pleopods by means of a sticky material secreted by special skin-glands.

BALSS (1927) states that in *Maia* and in *Carcinides* twentyfour hours are necessary for the production and attachment of the eggs.

TERAO (1929) states that in *Palinurus japonicus* v. Sieboldt the egg cement is produced from the tegumental glands of the swimmerets.

PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) state that in *Eriocheir sinensis* the eggs are exclusively attached to the endopodite hairs. In their opinion the eggs are surrounded by an "innern und äussern Membran" between which there is a cement-substance which just as in *Cancer*, is secreted by glands in the receptacula seminis. — Herewith they interpret WILLIAMSON apparently and wrongly so, unless they allude to what WILLIAMSON published in 1900, namely that the eggs of *Cancer pagurus* already in the ovary show

a large "perivitelline space". In 1904 WILLIAMSON withdrew this statement and he gives very clearly as his opinion that the "perivitelline space" was only formed when the eggs came into the water.

From this review of the literature it appears that it has been possible to form a more or less clear idea about the attachment of the eggs as this occurs in various lobsters. It comes down to this: — the eggs as soon as they have passed the vulvae find themselves in the incubation cavity, which is packed with a soft substance recently secreted by the cement-glands (principally to be found on the pleopods). The animal lies, when this takes place, on its back with the abdomen turned towards the ventral surface of the thorax. After the eggs are extruded the female begins to execute typical rotating movements. Through these periodical rotating movements combined with the gradually hardening of the cement, the eggs are attached to the parent animals.

In the Brachyura, however, in which the eggs somewhat contrary to lobsters, fasten themselves exclusively on the endopodite hairs, the course described above is not followed. Also in these animals each egg is generally in a separate cement capsule.<sup>1)</sup>

WILLIAMSON made a serious attempt also to explain this for *Cancer pagurus*. His results may be discussed and commented upon to some extent.

WILLIAMSON thought that no secretion of cement as such took place. As criteria he states the following:

- a. Never any eggs were found sticking together.
- b. The hairs of the exopodites never served as a means of attachment of the egg-strings.
- c. The copulatory-pouches do not secrete any sticky material ("when the eggs are extruded the spermatheca is dry, except for the pasty white mass of sperms; the solid remains of the spermatheca fluid are present").

According to WILLIAMSON the following three conditions must be fulfilled to ensure an exclusive attachment of the eggs to hairs of the endopodite of the pleopods.

---

<sup>1)</sup> RATHKE (1837) states for *Crangon maculosus* Rathke and *Leander adspersus* (Rathke) that sometimes a few eggs are in a common capsule, while JOLY (1843) observed the same for *Caridina desmaresti* Mill.

a. The eggs may not be surrounded by a mantle of sticky material.

b. The hairs may not be covered with a sticky material.

c. Judging by the appearance of the eggs something must happen to cause the eggs to be only attached to the endopodite hairs.

To this third condition he adds: "... and the relation is one which acts between each egg and some particular hair", and continues: "The intimate relationship between the egg and the hair is due to the hair acting as a skewer upon which the eggs are impaled and strung".

As was already known to WILLIAMSON eggs which have just been extruded and which for some reason or other (see below) have not been affixed, are surrounded by a very thick and transparent wall (Pl. V, fig. 1 and 2), called by him "perivitelline space"<sup>1</sup>). This wall, in his opinion, is nothing but a liquid between two egg membranes. (He takes therefore for granted that the eggs of *Cancer pagurus* and *Carcinides maenas* are surrounded by two membranes, i.e., by the so-called outer chorion and an inner delicate vitelline membrane, the Dotterhaut of RATHKE).

Concerning the question of the number of egg-membranes in Decapoda and their origin opinions differ greatly (RATHKE, 1829 (see REICHENBACH, 1888); ERDL, 1843; DOHRN, 1870; MAYER, 1877; CANO, 1891; KORSCHULT and HEIDER, 1893; HERRICK, 1909; TERAQ, 1929). Especially MAYER treats at length of this subject.

The endopodite-hairs, which compared with the exopodite-hairs are very long and in *Cancer pagurus* provided with small barbs at the top (see for *Carcinides maenas* M'INTOSH, 1863 and Pl. IV, fig. 4 of the present paper), pierce the egg-plug in every direction and – according to WILLIAMSON – they pierce the chorion without damaging the very delicate membrane im-

---

<sup>1</sup>) WILLIAMSON supposes that this "perivitelline space" arises owing to absorption of water by the eggs as soon as they are extruded into the water. As a result, the chorion and the "vitelline membrane" are supposed to withdraw from each other. He could prove that eggs of *Cancer pagurus* taken from the ovary and put into seawater, form a "perivitelline space of more or less extent". In *Carcinides maenas* this was the case with only a few eggs, even though they remained in seawater for many hours; I can confirm this. As WILLIAMSON observed there arose a large "perivitelline space" in case the "perivitelline membrane" was damaged; I can also confirm this (Pl. VI, fig. 6).

mediately below the yolk. It is supposed that it is not possible for the hairs of the exopodites to serve as a spear, the hairs being feathered. (In *Carcinides maenas*, too, these hairs are feathered and form a close range.) The substance in the "perivitelline space" as soon as it appears, is sticky (which WILLIAMSON convincingly demonstrated) and as a result the impaled eggs stick to the endopodite-hairs. By the violent motion in which the eggs are, due to the beating of the pleopods and in cooperation with the large amount of the eggs the cement is extended, as a result of which the "perivitelline space" narrows and the eggs are affixed to the hairs by means of a funiculus of cement.

As appears from the review of the literature given above, this theory of WILLIAMSON practically has not found any defenders. However original this theory may be, it has one great drawback: it is too far fetched. The principle objections against WILLIAMSON's theory in my opinion are the following:

a. How is it possible for the hairs to impale thousands of eggs (for *Carcinides* about 184,900) in a relatively short time?

b. The first impaled egg must owing to the appearance and hardening of the glue, thwart the impaling of the next, to say nothing of the barbs at the top of the hairs.

c. How is it that animals the eggs of which have been badly affixed (see WILLIAMSON's Pl. II, fig. 3a, b, c;) lose these eggs after a relatively short time? When pierced in my opinion there is no reason for this happening.

d. How is it possible to explain by the impaling-theory the fact that though no funiculi have been formed yet, two eggs may be found facing each other, fixed to the same hair and at the same height (see Pl. IV, fig. 1 of the present paper)? WILLIAMSON even shows us such a case (Pl. II, fig. 1, second and third eggs from the left).

e. It is difficult to conceive how the hairs are supposed to pierce the "perivitelline space", without frequent damages to the delicate "perivitelline membrane", which is close round the egg proper and which as WILLIAMSON remarks himself is so delicate that it is easy to overlook it. (This apparently occurs rarely, for in general only few spoiled eggs are found in an egg-plug).

All these obvious objections are, in my opinion, done away with if we suppose that the outer wall of the "perivitelline space" is not impaled by the endopodite hairs, but as it were



smashed and pushed upwards. In other words the local pressure the hair exercises on the egg damages the outer membrane. When we examine the endopodite-hairs when somewhat enlarged (Pl. IV, fig. 4) it strikes us how easily the eggs may get pressed between them; which must lead to the outer capsule being easily damaged. The continuous movement of the pleopods, observed by WILLIAMSON during the egg-laying of *Cancer pagurus* and *Carcinides maenas*, and which I can confirm for the latter, also facilitates this very much. If we assume that the outer membrane is smashed and not impaled, we see phenomena which entirely agree with those of WILLIAMSON's Plate II. A case as shown in Pl. IV, fig. 1 of the present paper needs, therefore, no farther comment, and furnishes with fig. 2, in my opinion, a good argument against the "impaling theory" and the course of action suggested above. Moreover it remains comprehensible why no eggs attach themselves to the exopodite-hairs. As the latter stand close to each other and, moreover, are feathered, no eggs can get strangulated between them. They form, as it were, a hedge which helps to form the side-walls of the incubation-cavity and which, being compact, cannot exercise a local pressure on the egg. Co-agglutination of the eggs is prevented, in my opinion, by their round shape coming into contact with a relatively large and elastic surface, by which deterioration of the outer membrane is prevented.

A first requirement for the smashing of the outer egg-membrane is, that it should not be possible for the eggs to leave the incubation-cavity, i.e., the incubation-cavity should be completely closed. Only in that case the hairs can exercise a certain pressure on the eggs.

During the experiments to fix the limits of salinity in which *Carcinides maenas* eggs still developed (see Chapter IX) and in which females with eggs stayed in aquaria without a sandy layer at the bottom, I noticed that the attachment of newly produced eggs in these animals entirely failed. (Such a phenomenon was also stated for other Brachyura: WILLIAMSON (1904, *Cancer pagurus*), CHURCHILL (1917-1918, *Callinectes sapidus*), PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933, *Eriocheir sinensis*).<sup>1)</sup>

---

<sup>1)</sup> In WILLIAMSON's experiments the attachment of the eggs failed in all animals he kept in captivity, perhaps for want of a sufficient layer of sand in his aquaria. The only animal in which the attachment of the eggs

To study the reason for this phenomenon I took females of *Carcinides maenas* which I expected to produce eggs shortly (in November, see Chapter II). I placed a certain number of these animals in basins without a sandy layer at the bottom and an equal quantity in basins with a thick (more than 1 cm) layer of sand at the bottom. Now I could ascertain that it is of the greatest importance for the attachment of the eggs that the animals whilst producing eggs can bury themselves in the sand. For all the animals in the basins without sand the attachment of the eggs proved to be a failure apart from a very small group, in which the eggs, however, also soon got loose. The animals then sat with their abdomen turned backwards in a layer of eggs spread about the bottom and which under the microscope appeared to have a sound "perivitelline space". The animals in which the attachment was successful, without any exception, were those of the basins with a layer of sand at the bottom. Several times I disturbed such an animal which produced eggs when, accidentally, I took it from its basin at that very moment to see if it had already produced eggs. The eggs then escaped from the cavity the animal had formed by bending its abdomen backwards and the attachment of the eggs partly failed.

From this it appears that it is important for the female that is about to produce eggs to find itself on a suitable substratum. (Probably this also is the cause of the unsuccessful attachment of the eggs in other species of crabs in captivity).

Presumably many Brachyura and especially *Carcinides maenas* cannot form without suitable substratum a properly enclosed incubation-cavity,<sup>1)</sup> in contradistinction to many Macrura which can. By burying themselves in the sand before the eggs are produced they can form a well enclosed incubation-cavity. Then a sufficient pressure on the eggs can be exercised by the

---

was successful, came from the aquarium of the laboratory, probably with a thick layer of sand at the bottom. PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK and CHURCHILL only indicate that the attachment of the eggs failed; the former, just as WILLIAMSON does, think the cause must be found in the "künstliche Bedingungen" (presumably they were right here, without clearly realising it; see p. 283).

<sup>1)</sup> It would be interesting to study whether crabs with a broad concave abdomen, as, e.g., *Hyas araneus* L., can form an incubation-cavity independently of the substratum.

endopodite-hairs of the pleopods, as a result of which the eggs can properly become attached to these hairs.

Summarizing I think there is every reason to doubt the correctness of WILLIAMSON's theory. The whole process as conceived by him in my opinion is too far-fetched and my explanation is simpler and perhaps for that reason more plausible. I think I have sufficiently shown that it is impossible for *Carcinides maenas* without a suitable substratum (a sufficiently thick layer of sand) to form a properly enclosed incubation-cavity when producing eggs. Perhaps this does not only hold good for *C. maenas* but also for other Brachyura. Some data in the literature cited above at least point to this. A number of Macrura succeeds in forming independent of their substratum a sufficiently enclosed incubation cavity. They succeed in doing so by throwing themselves on their backs, whereby the abdomen is bent far forward.

#### IV

##### THE NUMBER OF EGGS

As I was interested to know how many eggs the egg-plug of a rather large female *Carcidines maenas* contains in connection with the number of their offspring I tried to estimate them. I cut off one of the eight pleopods and counted with a weak enlargement the eggs which were attached to it. These were 23.104 eggs. Multiplying this with 8 I obtained for the entire egg-plug 184.832, or approximately 184.900 eggs. The greatest carapace breadth of the animal was 4.6 cm. BATE (1858) estimated the number of eggs of *Carcinides maenas* at 200.000. Here follow a few data for comparing with mine.

*Cancer pagurus*. 1.441.000 (estimated by BUCKLAND, see WILLIAMSON); 460.000 (animal of 5.75 inches, WILLIAMSON, 1900); 3.000.000 (animal of  $7^{11}/_{16}$  inches, WILLIAMSON, 1900). WILLIAMSON obtained his figures by weighing. For further data about this method see his publication.

*Eriocheir sinensis*. 920.000 for an animal of 6.5 cm length of carapace; 270.000 for an animal of 4.7 cm length of carapace. PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) to whom we owe these data, used the method which is employed for the counting of plankton.

*Callinectes sapidus*, SMITH (1885) estimated the number of eggs at 4.500.000; PAULMIER (1901) estimated it at 2 - 3.000.000; HAY (1904) estimated 1.500.000. CHURCHILL counted the number of eggs per endopodite hair of a pleopode. This number was multiplied by the total number of hairs of all endopodites. In this way he obtained the figure of 1.750.000.

*Homarus gammarus*. 8.000-32.000 (numerous countings for larger and smaller animals, EHRENBAUM 1896).

*Homarus americanus*. 3.045-91.350 (numerous countings for a great number of small and large animals, HERRICK, 1909).

*Crangon crangon*. 1.560-14.200 (countings for animals of 40 mm to 75 mm by HAVINGA, 1930).

EHRENBAUM (1896), HERRICK (1896, 1909) as well as WILLIAMSON (1900), HAVINGA (1930) and PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) draw attention to a correlation between the size of the parent animal and the number of eggs. Probably this correlation also exists in *Carcinides*, but this has not been investigated. Of the *Brachyura* mentioned here *Carcinides maenas* has the smallest number of eggs<sup>1</sup>).

## V

### THE CARE FOR THE EGGS BY THE PARENT ANIMAL

During the experiments (Chapter IX) with egg-bearing female *Carcinides maenas* whereby, as a matter of course, I practically daily observed the animals, it struck me that the berried females often assume a very characteristic attitude (see fig. 2 and 3).

The animals then stand in a very erect position whereby the body is only supported by a couple of pereopods. The other pereopods repeatedly pierce into the egg-plug. The chelipeds in many cases also stir the egg-plug. After this continues for some time the animal periodically flaps with its abdomen, whereby the pleopods either are actively or passively moved. The result of these two movements is that in a short time the mass of eggs first so compact changes into a somewhat uneven flaky mass.

These periodic movements last for a considerable time and in

<sup>1</sup>) DUNCKER (1934) states for the number of Zoeae which were born of *Sesarma (Holometopus) cinereum* (Bosc) in captivity an average of 9.000 and as extremes 4.700 and 13.400 for five countings.



this way again and again fresh water is pumped between the eggs. No doubt this characteristic action is meant to clean and air the

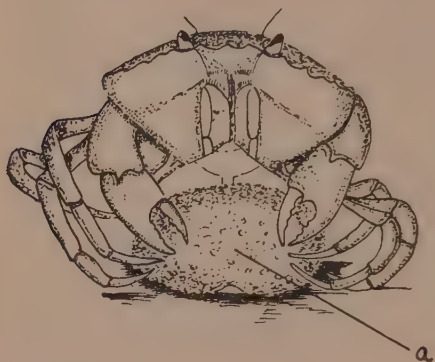


Fig. 2. *Carcinides maenas*, cleaning and airing its eggs, ventral view. a. the egg-plug. Natural size.

ova. (Nearly the same phenomenon I could observe in ovigerous *Hyas araneus*; the picking by the periopods, however, did not take place, although the chelipeds seemed to play a certain part. In this species the flapping with the abdomen is fiercer, which is possible as the egg-plug occupies much less space between sternum and abdomen; among other things because the abdomen is more cuplike than that of *Carcinides maenas*. I could not ascertain an active or passive movement of the pleopods caused by the flapping of the abdomen).

It is perhaps well again to lay stress on the fact that in my

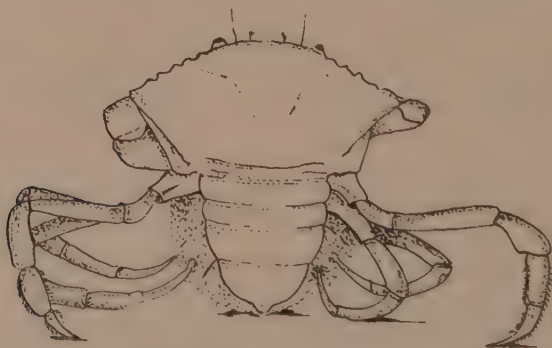


Fig. 3. *Carcinides maenas*, cleaning and airing its eggs, dorsal view. Natural size.

experiments I used animals which were in basins with only a little shell-grit at the bottom, so that they could not dig themselves in. No doubt dug in animals, will nurse their eggs regularly in the manner described above.

It is obvious that this mode of acting, if it occurs during the relatively short time (some days, see Chapter IX) when the larvae leave the eggs, must highly promote the hatching.

Once I observed how a female with hatching ova sat quiet with its abdomen turned outwards, so without flapping with it. The pleopods, however, were moved ever and ever again so that the egg-plug was in constant movement. The animal did not prick with the pereopods in the egg-mass. So this procedure differed somewhat from the one I described above. In my experimental basins (Chapter IX) I observed, however, twice an animal with hatching eggs which behaved practically as one cleaning and airing its ova. It struck me that one of these animals continued its movements in spite of being disturbed by my taking off some eggs for a sample.

Probably here is no case of facilitating the hatching but only the usual phenomenon of cleaning and airing.<sup>1)</sup>

It remains possible, however, that the hatching of the eggs by the movements of the appearing larvae stimulates the parent animal, which as a result, perhaps, will proceed to cleaning and airing the eggs more often and more intensely than normally.

In this connection it is of importance that ANDREWS (1906) observed that *Cambarus affinis* performed the airing of the eggs more or less intensely in connection with differences in the oxygen-content of the water. Finally it may be noted, that COUCH curiously enough described an attitude of *Carcinides maenas* which is very much like the one described in this chapter which was assumed by the animals when they were disturbed.

## VI

### THE "EIERSCHUTZREFLEX" OF BETHE

When handling the crabs, especially the berried females now and then assumed a very striking attitude (see fig. 4). This reflex apparently is assumed for the protection of the eggs.

It was first observed and described by BETHE (1897). (MANGOLD, (1914); BALSS, 1927; SCHELLENBERG, 1928; and PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK, 1933 refer in their works to BETHE).

Among the various characteristic reflexes which BETHE found in stimulating *Carcinides maenas* there was one which he calls

---

<sup>1)</sup> The same applies to the actions as described by BALSS (1927) for *Homarus gammarus*, WILLIAMSON (1904) for *Cancer pagurus*, and BIÉTRIX (see HERRICK, 1909) for *Homarus americanus*.

“Eierschutzreflex”. The description he gives entirely agrees with what I observed myself. Various ovigerous females, when intensely stimulated, fall into a state of temporary motionlessness

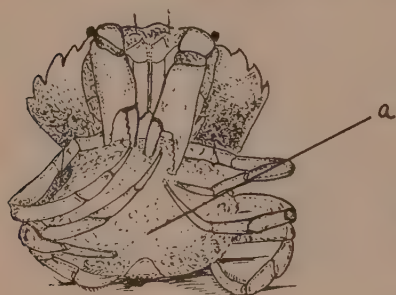


Fig. 4. *Carcinides maenas*, “Eierschutzreflex”. a. the egg-plug. Natural size.

whereby the pereopods, as it were, sling themselves round the egg-plug and the chelipeds folded under the body partly prick in the egg-plug (see fig. 4).

I made the following investigation to ascertain whether this reflex is restricted to berried females or not (see table XI).

The individuals of four different crab-catches were used as material to study this. Only animals having at least one cheliped were used, those miss-

ing the two chelipeds were left out of account. The mechanical stimulus consisted in the dropping of the animals once or twice from a certain height whereby I tried to land the animals on their backs. (In this way crabs are induced to assume the reflex-attitude quickest).

The animals of 24-1-1935 and of 19-9-1935 had passed the night and part of the following day in a basin, whereas the animals of 31-1-1935 were freshly caught and were tested immediately after I got them. The females of the latter I again tested the next day after they had been for a day in a dry basin. The number of the tested animals then amounted to 172 and 101 of them showed the „Eierschutzreflex”, that is 58.7 % and 44.8 % more than the previous day. (Only those animals were considered to show the “Eierschutzreflex” which showed this reflex in its most perfect form).

From the table it appears that the “Eierschutzreflex” for the greater part occurs in ovigerous females, but also that only a certain percentage shows the reflex. Then follow the females infested with *Sacculina carcini* Thomps. (The second group of crabs of 24-1-1935 forms an exception, but this, I think is due to the small number of tested animals). The difference between females with *Sacculina carcini* and not (at least not externally visibly) infested females is only slight. Of the tested males not a single one showed the reflex, while the males with *S. carcini*

TABLE XI

	Date	♀ with ova	♀ S	♀	♂ S	♂	Particulars
Number of animals	24-1-'35	108	± 78 <sup>1)</sup>	42	46	47	<sup>1)</sup> may differ one.
Number with "Eierschutzreflex" . . .		29	2	1	1 <sup>2)</sup>	—	<sup>2)</sup> showed it just for a moment.
%		26.9	2.6	2.4	2.2	—	
Number of animals	24-1-'35	29	18	18	16	7	
Number with "Eierschutzreflex" . . .		9	1	2	—	—	
%		31.1	5.6	11.1	—	—	
Number of animals	31-1-'35	178	± 207 <sup>1)</sup>	66	88	53	<sup>1)</sup> may differ one.
Number with "Eierschutzreflex" . . .		25	4	—	1 <sup>2)</sup>	—	<sup>2)</sup> moreover one animal with more or less intermediate abdomen was inclined to show the reflex.
%		14.0	1.9	—	1.1	—	
Number of animals	19-9-'35	7	—	92	—	—	<sup>1)</sup> the first time 3 the second time 4.
Number with "Eierschutzreflex" . . .		3-4 <sup>1)</sup>	—	1 <sup>2)</sup>	—	—	<sup>2)</sup> animal that had stayed in a corner of my room during the night.
%		42.9-57.1	—	1.1	—	—	

♀ S = female infested with *Sacculina carcini* Thomps.

♂ S = male infested with *Sacculina carcini*.

only showed it to a very small extent<sup>1)</sup>. That male crabs infested with *Sacculina* sometimes show the reflex may be in connection with their having secondary sexual characters of more or less the female type.

Moreover it was clearly shown that fresh animals are less inclined to assume the reflex-attitude than less fresh ones. This

<sup>1)</sup> According to BETHE the "Eierschutzreflex" is not limited to berried females, but is also assumed by unberried females and rarely by males. Yet he is inclined (without stating arguments for this supposition) to call this reflex typically female, aiming at the protection of the offspring.



seems to me logical, a physically stronger animal sooner assuming an aggressive attitude if irritated than a physically weaker animal, which in such a case is more inclined to be on the defensive. The fact that females infested with *Sacculina carcini* are somewhat sooner inclined to assume the "Eierschutzreflex" than those not infested, may perhaps be reduced to the physically less good condition of the former; it is, however, also possible that this parasite acts on the host as if it were an egg-plug, a supposition already expressed by GIARD (1887).

POLIMANTI (1912) believed that it is the more difficult to induce a crab to assume an attitude as if apparently dead the more it is stimulated consecutively. At length such an animal was supposed to have only one means of reacting left: taking the flight. This led me to investigate whether this would also hold good for the "Eierschutzreflex". To clear the point I used two animals in an aquarium filled with a little diluted seawater. At the bottom were shells, air bubbling through the water. With each animal twice experiments were made, that is, each time on a different day. The temperature of the water was  $10^{\circ}.5$  C. the first day and  $10^{\circ}.1$  C. the second day.

The first animal showed the reflex-attitude to the highest degree of perfection, the second very often did not fold the chelipeds under its body. I stimulated the animals mechanically. When they had assumed the reflex-attitude, I laid them on their backs to observe their first movement. For the second animal it was difficult to fix this moment. When it arose from the reflex-attitude, lying on its back, it raised itself a little, then fell down again. Owing to this falling down the animal again often assumed the reflex-attitude. Sometimes this happened a few times consecutively, till at last the animal tried to turn. This was the moment when, for this animal, I pressed the stopwatch. On the second day this animal showed the same characteristics, whereas the first animal also that day behaved normally, so the animals showed marked individual differences.

For the following table only the results of the first series are used, the second series yielded a similar result.

It appears from this table that what POLIMANTI thought to have ascertained for the attitude of crabs when apparently dead at least does not hold good for the "Eierschutzreflex". Conspicuous are the great differences in the lengths of time during which the "reflex-attitude" was assumed by the same animal (see in this connection POLIMANTI, 1912, and DEARBORN, 1899).

I generally got the impression that the animals became more sensitive as they were more stimulated (DEARBORN, 1899);

First animal	Second animal	First animal	Second animal	First animal	Second animal	First animal	Second animal	First animal	Remarks
17"	110"	15"	33"	9"	27"	7"	7"	25"	
20"	41"	12"	19"	17"	10"	160"	22"	7"	
185"	86"	25"	21"	16"	10"	- <sup>5)</sup>	13"	6"	1) it had not yet
37.5" <sup>1)</sup>	?	14"	18"	14"	23"	20"	46"	8"	entirely turned
34"	88"	19"	31"	11"	30"	17"	10"	11"	over.
22"	51"	29"	45"	20"	?	7"	17"	13"	2) chelipeds in-
21"	39"	17"	36"	7"	94" <sup>4)</sup>	7"	17"		terlocked.
31"	28"	10"	18"	7"	13"	9"	23"		3) stopped for
18"	66"	13"	?	7"	6"	19"	38"		some minutes.
25"	95"	16"	41"	11"	15"	20"	28"		4) chelipeds in-
30"	49"	13"	49"	10"	16"	8"			terlocked.
24"	65"	10"	- <sup>3)</sup>	13"	18"	11"			5) stopped for
31"	360" <sup>2)</sup>	10"	32"	6"	21"	55"			some minutes.
10"	30"	8"	31"	23"	16"	18"			
21"	27"	28"	11"	10"	17"	18"			

moving an object in their neighbourhood, already, often induced them to assume the reflex-attitude. (Very probably the cause was in that case the visual stimulus and not the mechanical one, created by moving the water. If the water was stirred behind the animal it sometimes did not react). One of the animals even reacted when I myself moved; proving how sensitive at last the animals were.

The ethological meaning of the "Eierschutz-reflex" is perhaps the protection of the eggs, as BETHE already thought. We must, however, observe here, that this protection does not hold good when the animal lies on its back. Then this temporary motionlessness is very dangerous for the animal itself and for the eggs. It might be possible for the animals to become active again in such a case if the egg-plug were strongly stimulated, but for two animals I investigated to this purpose, this, however, appeared not to be the case.

## VII

THE DEVELOPMENT OF THE EGGS IN THE PERIOD  
FEBRUARY 1934 TILL AND INCLUSIVE NOVEMBER 1935 IN THE  
SURROUNDINGS OF DEN HELDER AND THE DETRIMENTAL  
INFLUENCE THAT WAS CAUSED BY A TEMPORARY VERY LOW  
TEMPERATURE OF THE WATER.

The greater part of the material for which I investigated the degree of development of the eggs originated from crab-catches on Texelstroom and from Nieuwediep Harbour with the Balg-zand (see Chart I). Only a small part came from outside the fairway. The results were comprised in the Tables XII and XIII, in which the observations are expressed in averages per week. (As last week of the month the number of days from the 21st till and inclusive the last day of the month was taken. So this last week consists of more than seven days). As it was not possible to get the temperature of the main region (Texelstroom) itself, I had to content myself with daily temperature-readings of the water in the Harbour, that is at a depth of about one meter below the surface, at high water and practically stationary tide. (This temperature is daily read at the Zoological Station). In the cold months of the year and especially during the periods of frost this high-water temperature in the Harbour will be very near the highest temperatures of the surface-water of Texelstroom.

The temperature of the water at the bottom of Texelstroom, with which we are concerned, at high-water in the cold periods will probably be the same as or somewhat lower than that of the surface-water. This is caused by the difference in salinity between bottom- and surface-water being too slight to prevent the cooled surface-water from sinking to the bottom. When the tide turns and the water begins to flow through the fairway into the North Sea, Texelstroom gets a supply of water from the Waddenzee. This water which is cooled appreciably during the time it was in the shallow Waddenzee, will decrease the temperature in Texelstroom much. But having only at my disposal temperature data for high-tide I had to neglect this decrease.

During the hot months of the year exactly the opposite thing takes place.

In the hot months of the year the temperature data I used will only come near the lowest temperatures to which the crabs were exposed in the regions to be discussed. The temperature I aid down in Table XIV, and indicated in Diagram I, gives, there-

fore, for the wintermonths only the highest and for the summer months only the lowest temperature to which the crabs were exposed. For a comparison between the development of the eggs in 1934 and in 1935 in connection with the temperature this offers no obstacle.

For the data concerning the development of the Brachyura and especially the first stages I refer to BALSS (1927), KORSCHOLT and HEIDER, REICHENBACH (1888), HERRICK (1891), MAYER (1877), BUMPUS (1891). Unfortunately CANO's publications on this subject were not available to me. Especially KORSCHOLT and HEIDER (1909, p. 115-132; 1910, p. 326-357) give a clear account of the chief particulars of the early development of Decapoda. In Decapoda generally the nauplius-stage is passed in the egg. The larva which finally leaves the Brachyuran egg is the "protozoa" (see: DU CANE, 1839; GOODSIR, 1842; BATE, 1858; FAXON, 1880; WILLIAMSON, 1900, 1903; MEEK, 1918; GIESBRECHT, 1921; BALSS, 1927; LEBOUR, 1928; PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK, 1933; MARUKAWA, 1933.)

The protozoa of *Carcinides maenas* has been described at length and illustrated by DU CANE (1839) and FAXON (1880). They both describe the moult, which takes place a short time (probably dependent upon the temperature) after leaving the egg (see in this connection also WILLIAMSON, 1903 and JORGENSEN, 1918). The two descriptions do not agree; FAXON's however, entirely corresponds with what I could repeatedly observe, and in my opinion this is the correct one. The post-embryonic development of *Carcinides maenas* has been studied by WILLIAMSON (1903), these stages are of minor importance as far as concerns my investigations.<sup>1)</sup>

When studying the development of *Carcinides* eggs from the neighbourhood of Nieuwediep I distinguished the following eleven stages of development:

Stage I. No segmentation, whereby externally no cleavage was visible (Pl. V, fig. 1).

---

<sup>1)</sup> VAUGHAN THOMPSON is fairly generally considered to be the discoverer of the metamorphosis of the Decapoda (Goodsir, 1842; BATE, 1858; HERRICK, 1895; CANO, 1891; WILLIAMSON, 1903; BALSS, 1927; LEBOUR, 1928). The real discoverer however is MARTIN SLABBER, who in 1778 published his discovery, made according to HERRICK (1909) on the zoea of *Palaemonetes varians* Leach (see also BELL, 1853).



*Development of the eggs of the berried Carcinides females in the neighbourhood of  
Crabs obtained from catches on the "Reede van Ta"*

Weeks	Stage <sup>1)</sup> I		II		III		IV		V		VI	
	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage
1st week of Febr. '34	0	0	1	0.3	?	?	37 <sup>1)</sup>	9.4	?	?	178 <sup>2)</sup>	45.1
2nd " " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd " " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4th " " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1st " " March "	0	0	4	1.1	?	?	21 <sup>1)</sup>	6.0	?	?	189 <sup>2)</sup>	53.7
2nd " " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd " " " "	0	0	0	0	?	?	4 <sup>1)</sup>	5.6	?	?	37 <sup>2)</sup>	52.1
4th " " " "	0	0	0	0	?	?	3 <sup>1)</sup>	4.6	4 <sup>2)</sup>	6.2	32 <sup>3)</sup>	49.2
1st " " April "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2nd " " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd " " " "	0	0	0	0	?	?	0	0	4	12.1	26	78.8
4th " " " "	0	0	0	0	?	?	3	2.8	5 <sup>1)</sup>	4.7	59 <sup>2)</sup>	55.7
1st " " May "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2nd " " " "	0	0	0	0	?	?	2 <sup>1)</sup>	1.0	5	2.5	26 <sup>2)</sup>	13.1
3rd " " " "	0	0	1	2.0	?	?	1	2.0	1	2.0	5	10.0
4th " " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1st " " June "	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	1	5.6
2nd " " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Rather many black eggs = +; some or rather many failed eggs = ++; some or rather many

<sup>1)</sup> See pages 293 and 302.

in the period between February 1934 and November 1935 (weekly averages)  
 uwediep Harbour and the "Balgzand"

VIII		IX		X		XI		Failed and black eggs		Black eggs		Total number of crabs	Remarks
Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage		
2	2	0	0	0	0	0	0	179	45.3	0	0	395	1) 14 animals with ++. 2) 20 animals with ++.
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	2	0	0	0	0	0	0	137	38.9	0	0	352	1) 10 animals with ++. 2) 14 animals with ++.
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	2	0	0	0	0	0	0	30	42.3	0	0	71	1) 4 animals with ++. 2) 4 animals with ++, and 8 animals with +++.
0	0	0	0	0	0	0	0	24	36.9	0	0	65	1) 1 animal with ++++. 2) 1 animal with ++++. 3) 1 animal with +++.
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
0	0	0	0	0	0	0	0	3	9.1	0	0	33	
0	0	7 <sup>3)</sup>	6.6	1	0.9	0	0	20	18.9	0	0	106	1) 2 animals with ++++. 2) 10 animals with ++, and 4 animals with ++++. 3) 1 animal with ++.
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
55 <sup>4)</sup>	27.6	41 <sup>5)</sup>	20.6	21	10.6	1	0.5	11	5.5	0	0	199	1) 1 animal with eggs which probably all are dead. 2) in the egg-plug of 7 animals there were empty egg-capsules. 3) 1 animal with ++. 4) 2 animals with ++, and 6 animals with some empty egg-capsules in the egg-plug. 5) 4 animals with ++. 1) 1 animal with some empty egg-capsules in the egg-plug.
2 <sup>1)</sup>	4.0	4	8.0	19	38.0	14	28.0	1	2.0	0	0	50	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
0	0	0	0	4	22.2	11	61.1	2	11.1	0	0	18	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

ar eggs = +++.

		Stage I		II		III		IV		V		VI	
Weeks		Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage
3rd	week of June '34	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4th	" " " "	0	0	4	20.0	2	2	3	15.0	5	25.0	2	10.0
1st	" " July "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2nd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4th	" " " "	1	0.7	10	6.8	2	2	12	8.2	2	1.4	15	10
1st	" " Aug. "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2nd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4th	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1st	" " Sept. "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2nd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4th	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1st	" " Oct. "	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100.0
2nd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4th	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1st	" " Nov. "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2nd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4th	" " " "	9	1.2	43	5.6	16	2.1	381	49.7	258	33.7	53	6.9
1st	" " Dec. "	3 <sup>1)</sup>	0.2	5	0.4	26	2.1	350	28.6	514	42.0	310	25.3
2nd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4th	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1st	" " Jan. '35	1	0.8	0	0	1	0.8	2	1.6	22	17.3	86	67.7
2nd	" " " "	0	0	0	0	1	0.5	1	0.5	14	7.6	153 <sup>1)</sup>	82.7
3rd	" " " "	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	100.0
4th	" " " "	0	0	1	0.1	1	0.1	4	0.6	29	4.2	549 <sup>1)</sup>	80.3
1st	" " Febr. "	0	0	0	0	0	0	1	0.6	4	2.5	132 <sup>1)</sup>	81.5
2nd	" " " "	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3rd	" " " "	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24 <sup>1)</sup>	61.5
4th	" " " "	0	0	0	0	0	0	2	1.6	1	0.8	70 <sup>1)</sup>	56.9

ued)

VIII		IX		X		XI		Failed and black eggs		Black eggs		Total number of crabs	Remarks
Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage		
0	0	0	0	1	5.0	5	25.0	0	0	0	0	20	
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
2	1.4	17	11.6	25	17.0	55	37.4	5	3.4	0	0	147	
3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
7	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
11	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
12	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
13	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
14	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
15	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
16	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
18	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
19	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
21	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
22	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
25	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
26	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
27	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
28	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
29	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
30	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
31	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
32	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
33	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
34	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
35	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
36	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
37	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
38	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
39	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
40	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
41	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
42	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
43	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
44	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
45	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
46	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
47	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
48	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
49	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
50	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
51	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
52	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
53	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
54	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
55	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
56	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
57	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
58	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
59	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
60	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
61	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
62	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
63	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
64	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
65	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
66	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
67	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
68	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
69	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
70	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
71	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
72	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
73	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
74	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
75	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
76	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
77	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
78	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
79	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
80	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
81	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
82	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
83	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
84	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
85	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
86	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
87	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
88	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
89	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
90	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
91	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
92	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
93	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
94	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
95	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
96	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
97	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
98	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
99	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

1) of one specimen most of the eggs were not fecundated.

1) 8 animals with +.

1) 35 animals with +.  
2) 1 animal with +.

1) 7 animals with +.  
2) 1 animal with +.

1) 2 animals with +.  
2) 1 animal with +.

1) 3 animals with +.





[illegible]

TABLE

Weeks	Stage I		II		III		IV		V		VI	
	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage	Number	Percentage
1st week of Sept. '35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2nd " " " "	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3rd " " " "	0	0	0	0	0	0	1	14.3	0	0	1	14.3
4th " " " "	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1st " " Oct. "	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2nd " " " "	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3rd " " " "	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4th " " " "	4	18.2	0	0	3	13.6	13 <sup>1)</sup>	59.0	2	9.1	0	0
1st " " Nov. "	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2nd " " " "	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3rd " " " "	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4th " " " "	4 <sup>1)</sup>	25.0	3	18.8	6	37.5	3	18.8	0	0	0	0

T

*Crabs from*

2nd week of March '34	0	0	0	0	?	?	14 <sup>1)</sup>	8.8	?	?	93 <sup>2)</sup>	58.5
3rd " " " "	0	0	0	0	?	?	4	40.0	?	?	6 <sup>1)</sup>	60.0
4th " " " "	0	0	0	0	?	?	18 <sup>1)</sup>	10.8	32 <sup>2)</sup>	19.3	94 <sup>3)</sup>	56.6
1st " " April "	0	0	0	0	?	?	1 <sup>1)</sup>	16.7	0	0	3	50.0

Rather many black eggs = +; some or rather many failed eggs = ++; some or rather





Stage II. Few cell-divisions, whereby  $\pm$  2-16 cells could be distinguished (Pl. V, fig. 2 and 3).

Stage III. A good many cell-divisions.

Stage IV. A great many cell-divisions, whereby the number of cells has become very large.

Stage V. In which for the first time a yolk-free, i. e., a clear part, began to show itself. This stage runs parallel with the appearing of entoderm cells and a little pronounced invagination (Pl. V, fig. 4).<sup>1)</sup>

Stage VI. A more or less distinct division in a yolk-free and a yolk-containing part. So this stage comprises the whole period elapsing between the very first indication of the forming of germ layers (Stage V) and the appearance of the eye-pigment of the protozoa (Pl. V, fig. 5).

Stage VII. The very first appearance of the eye-pigment (Pl. V, fig. 6).

Stage VIII. The appearance of the pigment-bands on the abdomen of the larva, composed of the developing chromatophores.

Stage IX. The larvae are markedly pigmented, the chromatophores generally clearly star-like, the yolk-rest is still too large for the larvae to leave the eggs (Pl. VI, fig. 1).

Stage X. The larvae are leaving the eggs, that is to say, besides a great number of intact eggs we see empty egg-capsules and protozoae (Pl. VI, fig. 2. Pl. VI, fig. 3).

Stage XI. The larvae have all left, only degenerated eggs and a great amount of empty egg-capsules have remained (Pl. VI, fig. 4).

Especially in the winter of 1933-1934 a great number of egg-plugs contained a high percentage of degenerated eggs.<sup>2)</sup> If generally speaking one half of the eggs or more of a female were unsound, I considered this animal to belong to the category of animals with degenerated and black eggs (see tables).

<sup>1)</sup> HERRICK (1891) says concerning the egg of *Homarus gammarus* that the time between the first invagination and the first "keel"-formation (yolk-free part) is about one day (temperature 69° F.).

<sup>2)</sup> This was all the more striking as in general the egg-plug contained few unsound eggs; a phenomenon to which MAYER (1877) pointed for *Pagurus prideauxii* Leach, *Maia verrucosa* H.M. Edw. and *Ilia nucleus* (Herbst) and HERRICK (1896) for *Homarus americanus*. In *Dardanus calidus* (Risso) (= *Pagurus calidus*) according to HERRICK a large number of the eggs fail to develop.

TABLE XIV

Weeks					Weeks				
		Average week temperature	Number of statements	Average month temperature	Number of statements			Average week temperature	Number of statements
		°C.		°C.				°C.	
1st w.	XI '33	10.0	6			3rd w.	XI '34	8.6	3
2nd "	" "	9.4	6			4th "	" "	9.0	8
3rd "	" "	8.0	5	8.6	22	1st "	XII '34	9.0	4
4th "	" "	6.8	5			2nd "	" "	9.0	6
	XII '33	3.0	4			3rd "	" "	8.8	4
2nd "	" "	0.6	6			4th "	" "	7.1	10
3rd "	" "	0.3	6	1.4	21	1st "	I '35	7.3	5
4th "	" "	1.7	5			2nd "	" "	5.4	7
1st "	I '34	2.6	4			3rd "	" "	5.6	6
2nd "	" "	2.6	5			4th "	" "	5.5	9
3rd "	" "	4.3	4	3.2	23	1st "	II '35	5.2	7
4th "	" "	3.1	10			2nd "	" "	4.5	7
1st "	II '34	2.7	7			3rd "	" "	5.5	7
2nd "	" "	3.5	4			4th "	" "	5.8	7
3rd "	" "	4.8	3	3.9	19	1st "	III '35	5.5	7
4th "	" "	4.5	5			2nd "	" "	3.5	7
1st "	III '34	4.2	7			3rd "	" "	5.4	7
2nd "	" "	4.7	4			4th "	" "	6.5	10
3rd "	" "	4.9	4	4.8	19	1st "	IV '35	6.4	7
4th "	" "	5.5	4			2nd "	" "	6.8	7
1st "	IV '34	7.1	3			3rd "	" "	7.7	7
2nd "	" "	7.6	5			4th "	" "	9.5	9
3rd "	" "	8.5	6	8.2	21	1st "	V '35	10.1	7
4th "	" "	9.5	7			2nd "	" "	11.0	7
1st "	V '34	10.5	4			3rd "	" "	10.1	7
2nd "	" "	12.0	4	11.7	19	4th "	" "	12.4	10
3rd "	" "	11.3	4			1st "	VI '35	13.6	7
4th "	" "	12.8	7			2nd "	" "	14.4	6
1st "	VI '34	13.9	7			3rd "	" "	14.3	7
2nd "	" "	14.6	7			4th "	" "	17.0	9
3rd "	" "	15.7	5	15.1	26	1st "	VII '35	17.7	7
4th "	" "	16.2	7			2nd "	" "	18.6	6
1st "	VII '34	16.7	6			3rd "	" "	18.0	7
2nd "	" "	18.4	5			4th "	" "	18.4	9
3rd "	" "	18.7	6	18.1	26	1st "	VIII '35	17.4	7
4th "	" "	18.6	9			2nd "	" "	18.7	7
1st "	VIII '34	19.3	5			3rd "	" "	18.3	5
2nd "	" "	18.7	7	18.6	29	4th "	" "	18.9	7
3rd "	" "	18.2	7			1st "	IX '35	18.0	7
4th "	" "	17.2	10			2nd "	" "	16.3	7
1st "	IX '34	17.4	7			3rd "	" "	16.4	7
2nd "	" "	18.1	7			4th "	" "	15.1	9
3rd "	" "	18.3	11	17.6	33	1st "	X '35	14.2	7
4th "	" "	16.4	8			2nd "	" "	13.7	7
1st "	X '34	16.4	4			3rd "	" "	13.1	7
2nd "	" "	14.6	7			4th "	" "	10.5	10
3rd "	" "	12.5	5	14.1	25	1st "	XI '35	11.2	7
4th "	" "	12.8	9			2nd "	" "	10.1	7
1st "	XI '34	9.1	4			3rd "	" "	9.0	7
2nd "	" "	9.0	7			4th "	" "	8.1	9

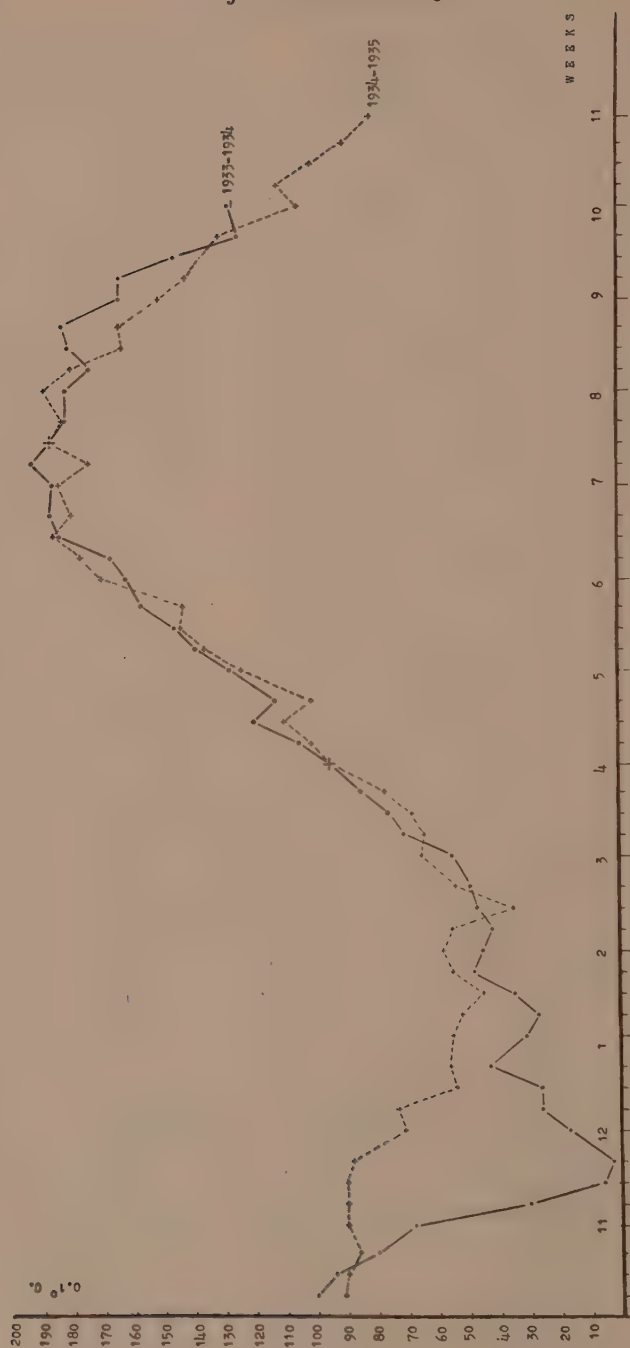


Diagram I. Average water temperature in Nieuwediep Harbour at high tide from October 1933 till October 1935.

Sometimes highly-segmented eggs all at once stopped developing. The eggs which were but little transparent because of the yolk mass, then became entirely opaque and under the microscope they appeared black. For a long time they remained at the same stage of development and finally degenerated. No doubt this was a result of an internal disturbance fatal for the development.

The eleven different stages, of course, are rather subjective. The limits between stages II and III and stages III and IV are by no means well marked, though there are differences. The total number of ovigerous females which furnished the data of Table XII was 5640. In the spring of 1934 I also examined 341 berried females from beyond the fairway, the data of these are compiled in Table XIII.

In comparing the average monthly temperatures of 1934 and 1935 (Table XIV) it appears that for November 1933 it was  $8^{\circ}.6$  C. and for November 1934,  $8^{\circ}.9$  C., practically no difference therefore. In the following month, December, in 1933, unlike December 1934, an enormous cold seems to have occurred, the temperature being  $1^{\circ}.4$  C. For several days the crabs at Texelstroom were then exposed to temperatures of  $0^{\circ}$  C. or less. It is interesting to see if these exceedingly low temperatures had a detrimental influence on the *Carcinides* eggs. This we can do by comparing the percentage of unsound eggs found in the February and March 1934 catches with those found in the months of February and March 1935. We can make this comparison, because, as stated above, accidentally the monthly temperature of December 1934 was  $8^{\circ}.5$  C., i.e., a high one.

(The ideal thing would have been if it had been possible to compare the December 1933 catches with those after December 1933. As my investigations only began in February 1934 this was not possible. I think the comparison between 1934 and 1935 is almost just as reliable).

What does this comparison teach us? If we study the percentages of unsound eggs in the weekly averages of February and March 1934 they appear to be respectively 45.3; 38.9; 42.3; 36.9. In April the percentage is much slighter but this is no doubt caused by the fact that the dead eggs have at last fallen off from the pleopods. (From this it also appears that probably the females treat the dead eggs just as the living ones; otherwise the former would probably have much sooner be discarded by the parent-animal).

The weekly averages for February and March 1935 contain as percentages of dead eggs the following: 3.7; 10.3; 6.6; 3.7; 9.2;



g.o. We may conclude from these data that the very low temperature during December 1933 has caused the death of about 40 % more eggs than was the case in the mild winter of 1935. We must keep in view here that this value is based on those animals of which one half or more than one half of the eggs had stopped development, so that the value of 40 % really seems exaggerated. On the other hand the animals for which the number of dead eggs was less than one half have not been taken into account. The latter greatly counterbalances the former, so that we may safely conclude that 40 % of the eggs of the crabs at Texelstroom in the winter of 1933-1934 were destroyed by the severe cold. A striking feature is that no black eggs occur in the observations for the wintermonths of 1933-1934, whereas in the wintermonths of 1934-1935 they occur in great numbers. This might suggest that the eggs which blacken are the weakest and therefore are destroyed by the low temperature first. In how far the low temperature as such was the cause of the great mortality, or whether the low salinity resulting from the low temperature (see Chapter IX) worked detrimentally, cannot be ascertained without experiments.

A comparison of the crabs from beyond the fairway (see Table XIII) with those from Texelstroom, yields the following results: of the crabs from Texelstroom investigated during the months of March and April 1934, 214 on 627 or 34.1 % possessed degenerated eggs. Of the crabs from beyond the fairway 74 on 341 or 21.7 % possessed degenerated eggs. This last percentage is relatively high as the greater part of the crabs were caught in the second week of March from a haul along the black buoys in the Westgat (see Chart I), among which 34.7 % with degenerated ova. If we leave this haul out of account the number of crabs from beyond the Marsdiep is 220 and the number of animals with degenerated ova 32, so 14.5 %.

From the above figures it appears clearly that the greatest losses were suffered by the animals on Texelstroom (where exposed to the lowest temperature); then follow the animals in the Westgat (under great influence of inland water) and the smallest losses were suffered by the animals in still salter water. Maybe that the above is not exact throughout because there always occurs a certain exchange, but still the differences are evident. In how far only the temperature or the temperature in connection with the salinity (see Chapter IX) caused the dif-

ferences, can not be settled here. The above, however, is very demonstrative and shows that when the animals migrate to saltier water in case a cold suddenly sets in, this may prevent a great part of the eggs from being lost. The fact that the greater part of the animals did not do so, however, points to the existence of a sharp line of demarcation in the direction of the higher salinity for *Carcinides* (see Chapter VIII). <sup>1)</sup>

That a severe winter may cause great damage to marine Crustacea is a wellknown fact. JOHANSEN (1929) mentions this for the winter of 1928-1929 and he mentions this for *Liocarcinus holsatus* (F.), *Crangon crangon* (L.), *Leander adspersus* (Rathke) var. *fabricii* (Rathke), *Cancer pagurus*, *Hyas araneus* (L.), *Homarus gammarus*, *Gammarus locusta* L. (It is strange that *Carcinides maenas* is not mentioned). According to LUMBY and ATKINSON (1929) TESCH mentions mortality for the winter of 1928-1929 among crabs on the "Eastern Grounds" (no doubt *Cancer* is meant here), while an English fisherman on the "Shipwash Ground" also caught a few dead crabs. VERRILL (see ATKINSON and LUMBY) in 1883-1884 states a great scarcity among the Crustaceans of New-Foundland and he considered the very low temperatures in the beginning of 1882 to be the cause. COLLINS (1884) states suchlike cases. <sup>2)</sup>

In how far was the appearance of *Carcinides*-protozoae in 1934, compared with 1935 delayed by the months of cold weather? When considering table XII we see that in 1934 in the second week of May for the first time I observed animals with hatched eggs. About the first week of May I have no data, but the percentage of eggs that hatch in the second week of May only amounting to 0.5 %, we may safely take this week to be the correct one. For the year 1935 the first animals with hatched eggs seem to occur between the second week of April with 0.0 % and the third week of May with 81.6 %. Unfortunately I have no intermediate data. I think it may be defended to diminish this period to the fourth week of April and the first week of May. In 1934 there were about three weeks between the time of the first

---

<sup>1)</sup> We must, however, also take into account the fact that a rapidly falling temperature soon makes the animals motionless, by which it would not be possible for them to withdraw from too cold water. On the other hand the fall of the temperature is never so sudden, so that the fact that crabs become motionless through it will not be decisive.

<sup>2)</sup> BLEGVAD (1929) showed that in the tidal zone of the Danish mudland-region, in the severe winter of 1928-1929 many molluscs and worms perished. The mortality-percentage varied from 33 to 100 %. JOHANSEN (1929), LUMBY and ATKINSON (1929), SCHNOOR (1929), and DANNEVIG (1930) describe similar phenomena in fishes.

animals with hatched eggs and the moment the greater part of the animals were in this stage. For 1935 we may only accept the same points of time if the difference in temperature in the period in question in the two years is not too great (the temperature for end April and beginning of May 1934 and 1935 differed about  $1^{\circ}$  C. (see Diagram I) and this was for 1935 the lowest, which probably makes the comparison between the two years more inaccurate).

The difference in point of time when for the first time animals were found with a completely hatched egg-plug was for the two years probably one, or at most two weeks (taken for granted that for the two years the eggs appeared about at the same time, see Chapter II), and this may be called slight, considering the long time it takes for the eggs to develop.

How can we explain this probably slight difference?

At any rate it is a fact that the development of the eggs in the winter of 1933-1934 must for at least a period of one month have been at a standstill, whereas in 1934-1935 the development could proceed though probably very slowly.<sup>1)</sup> We should really expect in 1934 the eggs to hatch at least one month later than in 1935. The only reason for this not happening seems, in my opinion, to be the much delayed development of the eggs even during relatively mild winters and therefore it will not be of great importance whether in a certain year for a month or longer the development is at a complete standstill. The delay caused will be only slight.

Our conclusion would then be that a period of severe cold during the winter may be detrimental to a large percentage of eggs of *Carcinides maenas*, but that this would probably not cause a delay of any importance in the hatching of the eggs. Is the cold to last for some months a delay of some importance will probably occur, especially so when this cold period falls in the spring. Accepting – and this seems to be justified (see Tables IV and XII) – that of the females of *Carcinides* which produce eggs in the autumn, the greater part does this from the end of November to early December, it appears that the development of the eggs in 1933-1934 has lasted from early December to the end of May (see Table XII), that is about one hundred and eighty

<sup>1)</sup> HERRICK (1891) says about *Homarus americanus*: "development slow up in fall, but does not come to a standstill, even in winter".

days. The average temperature for this period is  $5^{\circ}.5$  C. (see Table XIV). The development in 1934-1935 covered the period early December to about the third week of May (see Table XII), so about one hundred and seventy days. The average temperature for this period is  $7^{\circ}.1$  C. (see Table XIV). This slight difference in time of development with temperatures of  $5^{\circ}.5$  C. and  $7^{\circ}.1$  C. may be explained by accepting that the development of the eggs at  $7^{\circ}.1$  C. is already slowed down. (A week point, it is true, remains that the supposed moment of production of eggs in 1933 is based on what I could ascertain for the years 1934 and 1935. The dates for these two years, however, were practically the same, which may justify my supposition.) Further Table XII clearly shows that in 1934 as well as in 1935 from December, or rather November till and including the end of May we have the same brood, the development of which may be followed on the table in question. In June, however, suddenly appear eggs in an early stage of development, so this must be a new brood. (p. 269).<sup>1)</sup>

Shortly summarizing the above we find that:

I. Eggs attached to the pleopods of the females from medio November to medio December need the entire winter and a part of the spring for their development.

II. A temporary falling of the temperature of the water to zero and lower destroys about 40 % of the eggs. Probably the detrimental influence of such a low temperature is not a direct but an indirect one, the salinity becoming unsuitable for the development of the eggs.

III. Curiously enough, the temporary low temperature (for one month) practically did not delay the development of winter-eggs.

IV. In June we find again for the first time eggs in an early stage of development, so newly produced.

---

<sup>1)</sup> In the egg-plug of *Carcinides maenas* I repeatedly found a certain Nemertine. I investigated some crab-catches for its quantity. The results were: 82 %, 0 %, 80 %, 65 %, 80 %, 68 %, 47 %,  $\pm 13$  %. Though the species was not identified probably it is *Carcinonemertes carcinophilum* v. K  lliker, which according to BALSS (1927) is found on the gills and between the eggs of *Carcinides maenas* and other crabs. HERRICK (1896) states that VAN BENEDEN found a worm between the eggs of lobsters called by him *Histiobdella homari*. In the egg-plugs of the animals used in the experiments (Chapter IX) I often found Nematodes. Dr. SCHUURMANS STEKHOFEN kindly identified the following species: *Monohystera disjuncta*, *Anticomma limalis*, *Enoplus communis*.



From I and IV it appears therefore, that for *Carcinides maenas* we can principally distinguish two periods for producing eggs, that is one in the autumn and one in the spring – early summer (see p. 269).

## VIII

### THE DISTRIBUTION IN CONNECTION WITH THE SALINITY OF THE WATER

In the literature on *Carcinides maenas* its distribution is not always clearly indicated. Many authors, it is true, state a littoral distribution, but leave it at that. Some data may follow here:

THOMPSON (1835) states that *Carcinides maenas* is the only crab occurring in parts up the river Lee.

BROCCHI (1875) and according to him MARION point to the frequent occurrence of *Carcinides maenas* in places where seawater comes into contact with fresh water. They both therefore see a connection between salinity and the occurrence of this Crustacean.

CARRINGTON and LOVETT (1882) remark that this species is not only common along the coasts of North- and South-America, as well as of those of the Arctic Ocean and the Mediterranean.

LO BIANCO (1888) says of *Carcinides maenas*: "Communissimo in acque luride e poco mosse a pochissimo profondità".

DAHL (1893) states that he even found this Crustacean in the mouth of the Elbe at a salinity at high-tide of about  $12.7 \frac{0}{100}$  (average of three determinations for three different months) and at low-tide of about  $7.3 \frac{0}{100}$ . Early in May, unlike in the summer, he did not find any specimens. Only on musselbanks they were then found, but these were only young specimens.

APPELLÖF (1901) states that the species is very common along the coast at some metres' depth.<sup>1)</sup>

TESCH (1906) states as region of distribution all the European coasts from the North Cape to the Mediterranean, the West and South-Coast of Iceland and the Farör and even the Red Sea. Further he says that this species occurs in the Laminaria-zône with a greatest depth of fifteen metres and water with a somewhat lower salinity than the water of the open sea. He does not state *Carcinides maenas* to occur in the littoral-zône proper which extends 15-40 metres in a vertical direction. About the distribution in the Waddenzee he observes that the animals are nowhere lacking, also young specimens being found in great quantities. Towards the former Zuiderzee their number decreased, though according to TESCH they did not lack anywhere in the Zuiderzee, although their development did not take place here. (He states, however, a catch of *C. maenas* zoeae near the Val van Urk).

<sup>1)</sup> MEINERT (1877) already gave a general account of the distribution of *Carcinides maenas* in Danish waters.

Detailed data which are of importance in connection with the following, we owe to POULSEN (1922) who thoroughly investigated the distribution of *Carcinides maenas* and *Liocarcinus holsatus* in the Danish coastal waters during the months of July, August and September of 1911, 1912 and 1921.



Chart II. After POULSEN (1922).

He collected animals at certain places along the coast (see Chart II) and laid down the numbers of *Carcinides* and *Liocarcinus* graphically (Diagram II). From this it clearly appears that the maxima of *C. maenas* occur with the minima of *Liocarcinus holsatus*. As maxima for *Carcinides* his stations 1, 4a and 10 may be mentioned. Chart II shows that these stations appear to be places where we may expect a lower salinity. (For the neighbourhood of station 1 THAMDRUP (1935) states a salinity of  $25\text{‰}$  to  $33\text{‰}$ ). (POULSEN

apparently attaches much value to the bottom and the vegetation in connection with the occurrence of the animals and he tries to find a connection between the frequent occurrence of Algae and *C. maenas*, whereas *Liocarcinus holsatus*, in his opinion, prefers a "clean hard bottom"). *Carcinides* was even caught in places where the salinity varied between 7.2 ‰ and 13 ‰.

BALSS (1926) gives as the distribution of *Carcinides maenas* all the warm

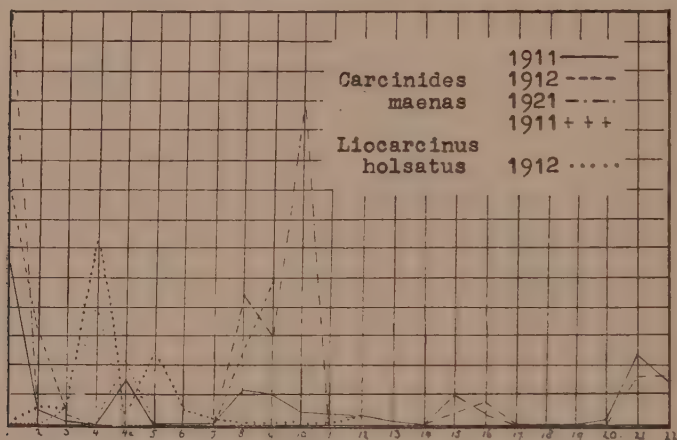


Diagram II. After POULSEN. On the abscissa the stations (See Chart II).

coastal regions and specially the German coast down to the Western Baltic.

MARQUARD (1926) records juvenile *C. maenas* in the brackish water of estuaries.

LEBOUR (1928) says of *Carcinides maenas*: "it occurs along the coast anywhere", while SCHELLENBERG (1928) states that the species occurs everywhere along the German coast in the tidal-zône and penetrates the brackish water of the estuaries. It occurs in the Baltic as far as the "Darser Schwelle". In the Plymouth Marine Fauna (1926) it is stated commonly to occur everywhere, from the tidal-zône down to three fathoms deep.

Of the data referred to above those of POULSEN are the most important in connection with my investigations as they clearly show the connection between salinity and distribution of *C. maenas* and *L. holsatus* and because he mentions these two as species that replace each other. Moreover POULSEN's data of the distribution of *C. maenas* and *L. holsatus* agree with the corresponding phenomena in the Waddenzee in the neighbourhood of Den Helder and in the Zuiderzee.

During the various excursions on board the "Max Weber", the cutter of the Zoological Station, it soon appeared that *Carcinides maenas* moves only a very short distance beyond the fairway

and that there are indications for a fairly well-marked line of demarcation, beyond which the animal practically speaking no longer occurs. In order to determine this limit more accurately four excursions by boat were made: the first on 10th and 11th April, the second on 17th April, the third on 8th May, and the fourth on 15th June.

A drawback is that the dates of the excursions are so far apart and moreover possibly the crabs were already on their return to the coast, so that the extreme line of demarcation may not be ascertained.

The results obtained clearly point to the existence of a well marked line running to the South and the North of the fairway right along the coast, whereas near the Haaks-Gronden it bends outwards. The mere statement of this fact, in my opinion, makes the data important enough to record them in the following table. Chart III roughly indicates the outer limits for the occurrence of *Carcinides maenas*.

Date	Place, depth and duration of the haul	Number of <i>C. maenas</i>
April 10th and 11th 1934	1. From somewhat to the land-side of spherical buoy S 1 till slightly to the land-side of fairway buoy Schulpengat; depth about 10 m; duration of haul 20 minutes . . . . .	0
	2. From opposite the green wreck buoy north of Kallantsoog till just off the northern group of high dunes north of that place; depth about 11 m; duration of haul 15 minutes . . . . .	0
	3. From opposite the green wreck buoy south of Kallantsoog till halfway Petten; depth 9 m; duration of haul 25 minutes . . . . .	0
	4. Like 3, but fished in opposite direction; depth 8 m; haul 25 minutes . . . . .	2 (♀ ♀ with ova)
	5. Like 4, but somewhat closer in shore, on the shallow, outside the gully running close along the beach; depth 4.5 to 5 m; duration of haul 15 minutes . . . . .	19 (1 ♀, 12 ♀ with ova, 5 ♂ ♂, 1 ♂ with <i>Sacculina</i> )
	6. From a little distance north of Kallantsoog (midway between the two groups of high dunes) till a short way south of the green wreck buoy north of Kallantsoog; depth 9 to 9.5 m; haul of 15 minutes duration . . . . .	1 (1 ♀ with ova)



Date	Place, depth and duration of the haul	Number of <i>G. maenas</i>
April 17th 1934	7. From opposite the green wreck buoy mentioned under 5 to somewhat north of it, depth about 11 m; duration of haul 15 minutes .	0
	8. Haul number 7 a short distance continued in northern direction; depth same; duration of haul same . . . . .	0
	9. Haul number 8 continued in same direction till a short distance from spherical buoy S1; depth same; duration of haul twice that of foregoing ones; 30 minutes . . . . .	1 (1 ♂)
	1. From W.N.W. of fairway buoy Westgat (green wreck buoy north of Zuiderhaaks light-buoy and this lightbuoy itself in line) in S.S.E. direction till W.N.W. of green wreck buoy; depth 20.5 to 23 m; haul of 15 minutes . .	0
	2. Hauled from W. of wreck buoy (vide supra) remaining at some 200 m distance from the latter, till W.N.W. of Zuiderhaaks light buoy; depth 20 to 21.5 m; haul 15 minutes . . .	0
	3. From Zuiderhaaks light buoy till some distance S. to W. of the latter, W. to N. of fairway buoy Schulpengat and W.N.W. of the Zanddijk lights; depth 16 to 17 m; haul of 15 minutes . . . . .	1 (♂ with <i>Sacculina</i> )
	4. From spherical buoy S1 till fairway buoy Schulpengat; depth 11 to 11.5 m; 15 minutes haul . . . . .	0
	5. Miscarried haul in neighbourhood of conical buoy S2; depth about 9 to 10 m. (Not comparable with other hauls) . . . . .	5
	6. From 700-800 m N.E. of Zuiderhaaks light buoy to spherical buoy W1; depth 15, 12.5, 11, 9.5 and 8 m; haul of 20 minutes . . .	5 (3 ♂♂, 1 ♂ with <i>Sacculina</i> , 1 ♀ with <i>Sacculina</i> )
	7. From fairway buoy Westgat till somewhat S. of light buoy Middelrug; depth 21.5 to 23.5 m; haul of 15 minutes . . . . .	5 (1 ♀ with ova, 1 ♀, 1 ♂, 1 ♀ with <i>Sacculina</i> )
May 8th 1934	1. From Middelrug light buoy till about half-way White conical buoy, named Haaks; depth 21 to 24 m; haul 15 minutes . . . . .	0

Date	Place, depth and duration of the haul	Number of <i>C. maenas</i>
June 15th 1934	2. White buoy Haaks to Noorderhaaks light buoy; depth 21 to 25 m; haul twice so long; 30 minutes . . . . .	0
	3. From W.N.W. of fairway buoy Molengat till N.N.W. of the latter and S.W. to S. of green wreck buoy north of it; depth 10.5 to 11 m; haul of 15 minutes . . . . .	0
	4. From N.E. of fairway buoy Molengat till just N.W. of it. Depth 8 to 9.5 m; haul 15 minutes . . . . .	1 (1 ♂)
	5. From just S.E. of fairway buoy of Molengat till just N.W. of conical buoy M1. Depth 8 m; haul of 15 minutes . . . . .	1 (1 ♀)
	6. From S.E. to E. of white conical buoy Haaks till S.E. of it, partly alongside, partly over the Noorderhaaks' outer ridge. Depth from 10 to 7 m; duration of haul 14 minutes	2 (2 ♂♂, with <i>Sacculina</i> ) 619
	7. Marsdiep; 60 minutes . . . . .	
	1. Off De Koog, Texel, parallel to the coast. Depth 4 to 5 m; duration of haul 15 minutes	6 (1 ♀ with ova, 2 ♀♀, 1 ♀ with <i>Sacculina</i> , 1 ♂, 1 ♂ with <i>Sacculina</i> )
	2. As foregoing haul, but deeper: 6.5 to 7.5 m. Haul of 15 minutes, but catch lost through bursting of net . . . . .	2 (1 ♀ with ova, 1 just moulted ♀)
	3. As 1 and 2, but haul of 8 minutes. Depth 6 to 7 m . . . . .	2 (2 ♂♂ with <i>Sacculina</i> )
	4. As foregoing ones but haul of 7 minutes; depth 8 to 9 m . . . . .	0
	5. From halfway kilometrestones 12 and 13 till halfway stones 13 and 14 on the beach of Texel, parallel to the coast. Depth very variable: 7.5, 9, 8.5, 8, 7.5, 8.5, 6.5, 6.5, 7 and 7 m. Haul of 15 minutes . . . . .	0
	6. From somewhat W. of kilometrestone 13 to somewhat W. of stone 14. Depth 3.5 to 4.5 m. Haul 15 minutes . . . . .	0

N.B. All localities are given according to Chart 201 of the Hydrographical Service of the Netherlands Navy: Zeegat van Texel, issue 1926 (with additions of VIII, 1927; V, 1928; X, 1929.) Conical buoy M1 (May 8th, haul 5) had, however, already

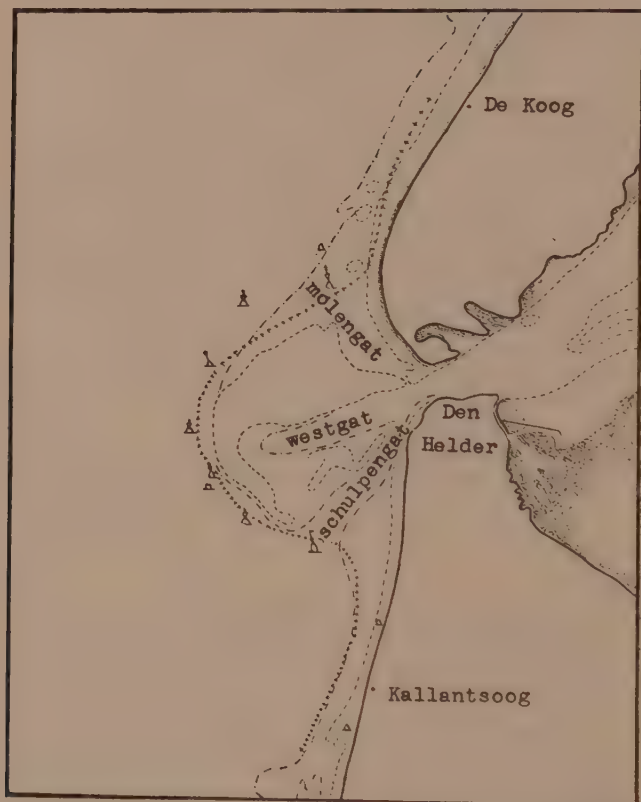


Chart III. The limit of distribution of *Carcinides maenas* beyond the fairway. ++++ = line of demarcation.

shifted its place towards the locality given in the issue of June 1934 of the same chart.<sup>1)</sup> It should be remarked here that all hauls, a few excepted, were of 15 minutes duration. As differences in velocities of tidal currents were not taken into account, the

<sup>1)</sup> Chart I of this paper, is a copy of the issue of June 1934 (with additions II and XII 1935) of Chart 201. The situation of a few buoys is not quite the same on both issues.

distance laid down in 15 minutes was quite variable. We had no method for exactly measuring distances.

From the material I obtained from the fishermen the existence of the above line of demarcation also clearly appeared. *Carcinides*, however, was found to occur in small numbers beyond the boundary line indicated on Chart III. Concerning this we must keep in mind, that fishing-smacks may be hauling for hours, so that the presence of a few *Carcinides* in such a catch does not interfere with the existence of a fairly-marked boundary line. In this way I obtained once or twice *Carcinides* from the region North of the White Conical buoy Haaks as far as "Fire in the lighthouse"<sup>1)</sup> at depths of about 14-15 fathoms and also from the region South of the Zuider-Haaks Buoy. For catches originating from along the West coast it clearly appeared that the number of *Carcinides* was largest in shallow water (perhaps more brackish) so right along the beach.

From the above we may safely conclude that the large number of *Carcinides maenas* that are to be found at Texelstroom, going in the direction of the open sea rapidly diminishes to become at last very small.

What may be the cause? What may be the factor preventing *C. maenas* from going further than the Haaks-Gronden making it go along the coast as far as the shallow water and that only for a small number?

In my opinion the only factor coming for discussion is the salinity. An indication for this we find in the fact the boundary-line forms a bend outwards near the mouth of the fairway. The depth cannot be the factor; also in the fairway we find *C. maenas* at depth of even forty metres. In my opinion the substratum or the food also cannot be the factor, the edge of the Haaks-Gronden attracting many animals, — town-offal being deposited there — and offering good grounds for *Carcinides* to feed on. And yet their number there, compared with Texelstroom, may be called small.

To get a better idea about the distribution of this Crustacean, especially in the Southern North Sea, I consulted the data gathered on board S.S. "Wodan" during the years 1903-1911 (Re-deke, 1903-1911). I also used the data collected on board S.S.

---

<sup>1)</sup> This means: lights of Noorderhaaks and the lighthouse at Huis-duinen in one.



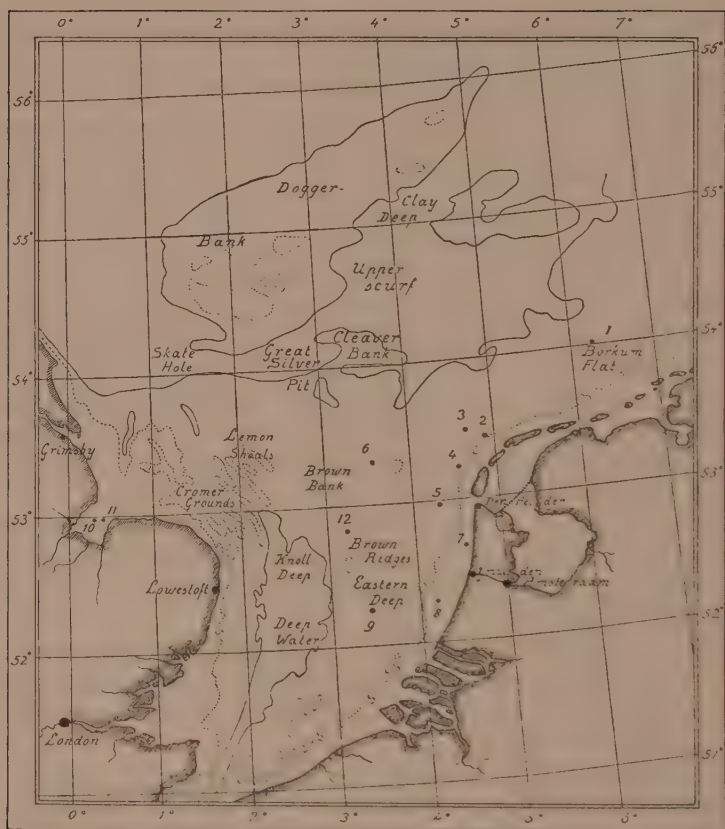


Chart IV. The Southern part of the North Sea. The catches of *Carcinides maenas* by the "Wodan" and the "Huxley" are indicated with the numbers 1 to 12:

1 = 54° 0'	N.B.	6° 15'	E.L.	five individuals.
2 = 53° 23'	N.B.	4° 56'	E.L.	not certain.
3 = 53° 27'	N.B.	4° 38'	E.L.	some individuals.
4 = 53° 14'	N.B.	4° 35'	E.L.	not certain.
5 = 52° 55'	N.B.	4° 17'	E.L.	one individual.
6 = 53° 19'	N.B.	3° 31'	E.L.	some individuals.
7 = 52° 39'	N.B.	4° 32½'	E.L.	some individuals.
8 = 52° 17'	N.B.	4° 12'	E.L.	some individuals.
9 = 52° 15'	N.B.	3° 28'	E.L.	not certain.
10 = 52° 58¾'	N.B.	0° 20'	E.L.	many individuals.
11 = 52° 59'	N.B.	0° 24'	E.L.	many individuals.
12 = 52° 50'	N.B.	3° 13'	E.L.	one individual.

"Huxley" in the years 1902-1905 (North Sea Fisher. Investigation Comm. 1902-1905). The places where during this investigation *Carcinides maenas* was found I indicated on Chart IV. 1)

From this it appears that *Carcinides maenas* is only very sporadically found far from land in the southern North Sea. Yet it can live in a salinity of 33-34‰ so this salinity need not immediately be deadly to the animal. (See in this connection the experiments of Chapter IX).

POULSEN's (1922) results induced me to examine the possible negative correlation between the number of *C. maenas* and *L. holsatus* in connection with the salinity in the neighbourhood of Den Helder. To this purpose I divided the region from which I obtained crab-material principally in four separate areas, which each have a different average salinity. These four areas are: 1. Nieuwediep Harbour and the Balgzand lying beyond, having the lowest salinity caused by inland-water being led through the locks; 2. Texelstroom with water of a somewhat higher salinity, because the influence of the water conducted through the locks is not so much felt here; 3. the Haaks-Gronden with a still higher salinity and 4. the stretch of water along Kallantsoog and Petten, which possibly has an even higher salinity, the influence of inland-water being slightest here.

Of the material I obtained from each of these areas I calculated the numbers of *Carcinides* and *Liocarcinus* caught per month and moreover expressed in percentages the number of *Liocarcinus* on the total number of crabs (see Table XV). A certain amount of the material could not be used because sometimes I only obtained catches from one special area, and so it could not be compared.

From Table XV clearly results that in the catches from the Harbour and the Balgzand *Carcinides* practically entirely dominates. For Texelstroom is now *Liocarcinus* then *Carcinides* the dominant species, whereby the temperature seems to play a rôle. In the Haaks-Gronden region *Liocarcinus holsatus* mostly prevails, while for the 4th area this is the same or perhaps even more

---

1) Locality Nr. 2, however, is not certain, the crab-species not being mentioned. Moreover on the eastern edge of Doggerbank (55° 46.5' N.B. 4° 37' E.L.) on 22nd July 1903 remains of *C. maenas* were found in the stomach of Cod. This, too, I considered to be uncertain.

so <sup>1)</sup>. In conformity with POULSEN's results we can therefore state that in the marine area round Den Helder there is a negative

TABLE XV

*Number of Liocarcinus holsatus and Carcinides maenas from catches in four different areas each with a higher salinity than the preceding*

Month and year	Nieuwediep harbour and the Balgzand				Reede van Texel				Haaks-Gronden				West coast of the northern part of North Holland			
	Number of <i>L. holsatus</i>	Number of <i>C. maenas</i>	<i>L. holsatus</i> percentage of total number of crabs	Number of catches	Number of <i>L. holsatus</i>	Number of <i>C. maenas</i>	<i>L. holsatus</i> percentage of total number of crabs	Number of catches	Number of <i>L. holsatus</i>	Number of <i>C. maenas</i>	<i>L. holsatus</i> percentage of total number of crabs	Number of catches	Number of <i>L. holsatus</i>	Number of <i>C. maenas</i>	<i>L. holsatus</i> percentage of total number of crabs	Number of catches
5-'32	0	25	0	1	0	69	0	3	—	—	—	—	—	—	—	—
7-'32	0	2159	0	4	0	47	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—
8-'32	0	69	0	1	27	58	31.8	1	—	—	—	—	—	—	—	—
9-'32	71	1194	5.6	3	99	470	17.4	3	—	—	—	—	—	—	—	—
12-'32	0	549	0	2	2	50	3.8	1	—	—	—	—	—	—	—	—
6-'33	2	170	1.2	2	0	134	0	2	116	1	99.1	2	—	—	—	—
7-'33	6	511	1.2	4	48	921	5.0	4	136	91	59.9	4	—	—	—	—
8-'33	6	64	8.6	1	192	2092	8.4	16	15	0	100	1	—	—	—	—
2-'34	0	27	0	2	0	17	0	2	74	62	54.4	1	—	—	—	—
3-'34	—	—	—	—	314	2056	13.2	9	99	531	15.7	13	1510	352	81.1	12
4-'34	7	390	1.8	1	1441	643	69.1	6	123	90	57.7	6	—	—	—	—
5-'34	8	152	5.0	1	539	701	43.5	2	197	10	95.2	1	—	—	—	—
6-'34	4	333	1.2	2	200	153	56.7	1	1805	16	99.1	7	2202	69	97.0	7
9-'34	—	—	—	—	1691	1066	61.3	9	1691	20	98.8	3	917	53	94.5	4
10-'34	110	3138	3.4	7	787	554	58.7	2	1374	2	99.9	2	6116	136	97.8	8
12-'34	4	89	4.3	1	6124	6895	47.0	26	438	111	79.8	2	—	—	—	—
1-'35	5	446	1.1	2	2819	5003	36.0	21	1171	55	95.5	3	—	—	—	—
2-'35	1	48	2.0	1	241	1322	15.4	10	2516	57	97.8	8	454	8	98.3	1
3-'35	—	—	—	—	283	1055	21.2	9	1698	330	83.7	14	0	0	0	1
4-'35	—	—	—	—	1172	395	74.8	7	2801	21	99.3	4	—	—	—	—
5-'35	2	298	0.7	1	431	1790	19.4	4	858	11	98.7	4	—	—	—	—
8-'35	28	158	15.1	2	519	509	50.5	8	594	6	99.0	2	235	80	74.6	1
9-'35	494	1444	25.5	3	1112	284	79.7	2	—	—	—	—	—	—	—	—
10-'35	214	842	20.3	1	628	351	64.1	1	—	—	—	—	—	—	—	—

<sup>1)</sup> We must remark, however, that this is the most sandy part and that *Liocarcinus holsatus* prefers a sandy substratum. There is a possibility, therefore, that the high degree of salinity as well as the favourable substratum promote the frequent occurrence of this species.

correlation between the occurrence of *Carcinides maenas* and *Liocarcinus holsatus*. The latter replaces the former in the salt water regions, whereas *C. maenas* replaces *Liocarcinus* in the regions with a lower salinity. In between there is an area where they both may occur, especially when the temperature of the water is favourable, so in the warmer season. When the cold sets in *Liocarcinus* seems to leave Texelstroom to go to saltier and moreover warmer water. In how far in this case the temperature works directly or indirectly (see Chapter IX) is still an open question.

From the foregoing it appeared that for *Carcinides maenas* towards the salt water there is a more or less sharp line of demarcation – bending outwards near the mouth of the fairway – and which is in the neighbourhood of 30–31‰ salinity. Moreover we saw that only very rarely animals are found in a salinity ranging to about 34‰ (the southerly North Sea area).

To form an idea about the question of the boundary-line for *Carcinides* towards the fresh water I could examine the material of the Zuiderzee-Committee of the Nederlandsche Dierkundige Vereeniging concerning the changes in the Zuiderzee-fauna after the Zuiderzee had been shut off. This material contains also data of the salinity during the catches. In Table XVII put together the localities of *Carcinides maenas* in the Zuiderzee, the salinity of the water (determined titrimetrically) at the moment of the catch and the measurements of the carapace breadth of the animals as much as possible.

From this table it appears that the lowest degree of salinity in which *C. maenas* could with certainty be found was 4‰. In 7–8‰ salinity the animal was repeatedly found. (POULSEN stated catches in 7.5‰ and 7.2‰). From Table XVI, however, it appears that the greater numbers are found in a salinity of over 10‰. (We should, however, bear in mind that the stated salinities come from one determination).

The data do not point to any correlation between sex and salinity, nor between size and salinity.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> The salinity having a different influence on the two sexes or on animals of different ages was observed by various investigators. HAVINGA (1930) found that shrimp-catches from the regions with the lowest salinity principally consisted of two year old animals. Moreover the males were usually in saltier water than the females. His table on p. 82 clearly shows the different influence of temperature and salinity on animals of different ages. PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) found for *Eriocheir sinensis* that only



TABLE XVI

*Carcinides maenas* catches taken during the Zuiderzee investigation in the years 1927-1935

Date	Locality	Number of individuals	Salinity	Remarks
1927			0/00	
June 14th	buoy of "Breehorn" . . . . .	9	26.8	
" 14th	in the middle of "Wieringermeer" . . . . .	14	17.3	
Sept. 5th	in the middle of "Wieringermeer" . . . . .	50	17.2	
" 6th	"Wieringermeer" opposite "Kolkhorn" . . . . .	4	17.0	
" 6th	"Wieringermeer" opposite "Lambertschaag" . . . . .	1	15.3	
" 6th	in the neighbourhood of the fire of the "Ven" . . . . .	37	10.2	
" 7th	in the neighbourhood of buoy 5 of "Enkhuizerzand" . . . . .	2	9.7	
" 7th	opposite the harbour of "Volendam" . . . . .	1	8.1	
" 8th	opposite the fire of "Marken" . . . . .	1	8.4	
" 8th	in the neighbourhood of the fire of the "Open IJ" . . . . .	1	7.6	
1928				
Mar. 26th	buoy (red and black) 12 on the "Kreupel" . . . . .	several	16.8	
Nov. 19th	"Gammels" . . . . .	4	29.1	1 ♂ = 3.33 cm; 1 ♀ = 3.43 cm; 1 ♂ = 1.12 cm; 1 ♀ = 1.26 cm; a small indiv. not quite certain <i>Carcinides</i> .
" 22th	"Staart van Urk" . . . . .	1	9.4	1 ♀ = 2.56 cm; 1 ♂ = 1.68 cm; 1 ♂ = 2.30 cm.
" 22th	"Steile Bank" . . . . .	several	7.4	
1929				
Apr. 29th	"Kreupel" . . . . .	2	16.1	1 ♂ = 5.16 cm; 1 ♂ = 1.91 cm; 1 ♀ ova = 3.33 cm; 1 ♀ ova = 3.33 cm; 1 ♀ = 4.10 cm, it seems as if the development of the eggs has failed.
" 29th	"Wieringermeer" . . . . .	3	22.1	1 ♂ = 1.92 cm; 1 ♂ = 3.65 cm; 1 ♂ = 3.42 cm; 1 ♀ = 1.65 cm; 1 ♀ = 1.76 cm; 1 ♀ = 1.60 cm; 1 ♀ = 1.24 cm; 1 ♂ = 1.54 cm; 1 ♂ = 1.18 cm; 1 ♀ = 1.10 cm; 1 ♀ = 1.01 cm; and 11 individuals smaller than 1 cm.
" 30th	"Knokkels" . . . . .	22	± 23.5 **	

TABLE XVI (continued)

Date	Locality	Number of individuals	Salinity	Remarks
Aug. 27th	"Kreupel" in the neighbourhood of buoy (red and black) 12 . . . . .	2	14.1	1 ♂ = 4.26 cm; 1 ♀ = 1.20 cm just moulted.
30th	opposite "Edam" . . . . .	1	12.5	a small one, but not quite certain a <i>Carcinides</i> .
Nov. 28th	"Steile Bank" . . . . .	3	5.5	1 ♂ = 4.30 cm; 1 ♂ = 3.73 cm; 1 ♀ = 2.84 cm.
1930 July 10th	"Gammels" . . . . .	9	29.4	1 ♀ with <i>Sacculina</i> = 3.02 cm; 1 ♀ ova = 3.34 cm; 1 ♀ with <i>Sacculina</i> = 2.85 cm; 1 ♂ ? = 1.22 cm and 4 smaller than 1 cm. Ova in stage VII <sup>1</sup> ).
10th	"Middelgronden" . . . . .	10-12	27.4	smaller than $\pm 0.5$ cm.
Oct. 28th	"Kreupel" . . . . .	1	12.7	1 ♀ = 2.81 cm.
28th	"Gammels" . . . . .	2	21.5	smaller than 1 cm.
28th	"Middelgronden" . . . . .	3	22.7	1 ♂ = 1.66 cm; 2 smaller than 1 cm.
1931 July 23th	"Kreupel" . . . . .	1	8.4	1 ♀ = 3.01 cm.
Sept. 1st	"Kreupel" . . . . .	2	11.5	1 ♀ = 2.5 cm; 1 ♀ = 3.9 cm.
1st	"Gammels" . . . . .	8	21.0	1 ♂ = 3.26 cm; 1 ♂ with a <i>Sacculina</i> -scar = 3.48 cm; 1 ♂ = 3.23 cm; 1 ♀ = 3.30 cm; 1 ♂ = 1.00 cm; and 3 smaller than 1 cm.
2nd	"Middelgronden" . . . . .	1	16.4	1 ♂ with a <i>Sacculina</i> -scar. = 2.75 cm.
Nov. 3rd	"Kreupel" . . . . .	2	12.5	1 ♀ = 3.05 cm; 1 ♀ = 4.32 cm.
3rd	"Gammels" . . . . .	8	10.3*	1 ♂ = 3.76 cm; 1 ♂ = 1.96 cm; 1 ♀ = 1.61 cm; 1 ♂ = 1.75 cm; 1 ♂ = 1.30 cm; 1 ♀ = 1.23 cm; and 2 smaller than 1 cm.
1932 July 20th	"Steile Bank" . . . . .	2	9.7	1 ♂ = 5.76 cm and 1 small <i>Carcinides</i> ?
20th	"Val van Urk" . . . . .	1	7.3	1 ♂ = $\pm 5$ cm, just moulted.
21st	"Gammels" . . . . .	22	12.3	1 ♀ = 3.04 cm; 1 ♀ = 3.01 cm; 1 ♀ = 2.64 cm; 1 ♀ = 3.04 cm; 1 ♂ = 2.68 cm; 1 ♀ = 2.00 cm; 1 ♂ = 2.10 cm; 1 ♀ = 1.90 cm; 1 ♂ = 1.76 cm; 1 ♂ = 1.57 cm; 1 ♀ = 1.64 cm; 1 ♀ = 1.41 cm; 1 ♂ = 1.28 cm; 1 ♂ = 1.10 cm; and 8 smaller than 1 cm.

<sup>1</sup>) See page 302.

TABLE XVI (continued)

Date	Locality	Number of individuals	Salinity	Remarks
July 21st	"Middelgronden" . . .	19	12.7	1 ♂ = 5.27 cm; 1 ♂ = 4.78 1 ♂ = 3.40 cm; 1 ♀ = 2.39 1 ♀ = 2.40 cm; 1 ♀ = 2.60 just cast; 1 ♂ = 2.61 cm; 1 ♂ = cm, just cast; 1 ♂ = 2.18 1 ♀ = 1.93 cm; 1 ♂ = 1.85 1 ♀ = 1.73 cm; 1 ♂ = 1.70 1 ♂ = 1.44 cm; 1 ♂ = 1.48 1 ♂ = 1.52 cm; 1 ♂ = 1.40 and 2 smaller than 1 cm.
„ 22nd	opposite "Oosterleek" . . .	juv. crabs	11.0	not quite certain <i>Carcinides</i> .
Nov. 7th	buoy of the "Kreupel" . . .	4	6.6	
„ 7th	buoy of the "Gammels" . . .	several	6.7	1 ♀ = 2.0 cm.
„ 7th	light buoy of the "Vlaak" . . .	2	6.9*	1 ♀ = 3.2 cm; 1 ♂ = 1.93
„ 8th	"Kornwerderzand" . . .	1	7.2	1 ♂ = 2.36 cm.
„ 8th	between "Hindeloopen" . . .			
	and "Stavoren" . . .	a few	6.1*	1 ♂ = 3.68 cm; 1 ♂ = 1.57
„ 8th	"Steile Bank" . . .	juv. crab	4.3	not quite certain a <i>Carcinides</i> .
1933				
Oct. 23rd	buoy of the "Kreupel" . . .	a few	4.0	
1934				
Jun. 11th	opposite "Oosterleek" . . .	a few	2.9	not quite certain <i>Carcinides</i> .

\* determined by areometer. \*\* estimated.

Summarizing the above we must consider *Carcinides maenas* to be an animal typical for brackish water with apparently a great adaptability towards salinities that are extremes for this species. The boundary line towards the salt water is probably near 30-31<sup>0</sup>/<sub>00</sub>, whereas the boundary line towards the fresh water - at

animals of a certain size migrate seawards in the autumn. Moreover males are thought to occur in fresher water than females (so contrary to what appeared for *Crangon crangon*). WILLIAMSON (1900 and 1904) found a correlation between the place where they occurred and the size of *Cancer pagurus*. HAY (1904) states that *Callinectes* migrates to deeper and therefore saltier and warmer water in winter, depending on the age of the animal. Also the sex plays a part, so that crabs in shallow water principally consist of small males and virgin females.

least in summer – probably is near about  $10^0/_{00}$ . The boundary line towards the fresh water, moreover, seems to be less marked than that towards the salt water. As regards the region North of Den Helder, we must consider the Waddenzee – as was already stated by TESCH – to be the principal habitat for *Carcinides maenas*.

## IX

### THE LIMITS OF SALINITY FOR THE DEVELOPMENT OF THE EGGS

In its natural surroundings *Carcinides* apparently does not like a salinity of over  $31^0/_{00}$ . I now tried to prove the existence of this boundary also experimentally. The data in the previous chapter sufficiently show that preferably I should not work with adult animals only. We saw already how well *Carcinides* adapts itself to extreme salinities. I therefore tried to find an indicator for the behaviour of the adult animals in the development of the eggs.

The experiments, therefore, aimed at ascertaining by what salinities the development of *Carcinides maenas* eggs still could take place in a normal way. I had hopes that the boundary-lines to be found would show that water of about  $31^0/_{00}$  and higher is unfavourable for *Carcinides*. This would then be in agreement with what we stated during our excursion. Still there remained a possibility that not the salinity was the essential factor, but the fact that seawater, which is greatly influenced by inland water, has a different chemical composition from practically pure seawater. To avoid this source of errors I used water that was as little as possible influenced by inland water. If the chemical composition should be decisive, this water was to cause no or only a bad development of the eggs. Thanks to the assistance of the Navy submarines O.10 and O.11 I obtained such water from the bottom at a good distance beyond the fairway, viz., first lot: one mile S.E. to the E. of the light-ship Haaks; depth: 20 m;  $S = 34.81^0/_{00}$ ; second lot:  $4\frac{1}{2}$  mile W. of the Zuider-Haaks Buoy; depth: 23 m;  $S = 33.47^0/_{00}$ . Principally the first lot was used. The second lot was only used in a few basins which were later added to the series, and in case of emergency (broken basin.) This water was evaporated by a temperature not higher than  $65^\circ$  C., till it had obtained a salinity of about  $50^0/_{00}$ . By



diluting this water with distilled water I obtained the various salinity gradations whereby in my opinion the proportional content of the various ions remained unchanged.

Moreover I investigated whether changes in temperature had an influence on the salinity toleration of crab-eggs (as AMEMYIA, 1928 stated for oyster-eggs).

To that purpose I started two experimental series. One of them stood in a heated room, the other in an adjacent room where there was no fire. To make the conditions for both rooms equal as much as possible, I reared the eggs by artificial light of practically the same intensity. A great drawback was that the temperature in the rooms did not remain constant; e.g., the heated room cooled during the night and the temperature of the cold room went up and down with the temperature outside. To record the temperature I read the temperature of the water of each basin in the mornings and in the evenings, as much as possible. In this way I could determine the average temperature with sufficient accuracy. In the beginning of the experiments in each basin there was five litres of water, two hundred grams of shells lying at the bottom to keep the  $p_H$  of the water constant. The rearing of the animals taking some months, at least for the cold room every now and then the water had to be filtered, after having been treated with norite to remove the solved organic matter as much as possible. (Taking into account the results of the experiments I think it improbable for the remaining organic matter to have exercised any influence on the developing eggs). The only drawback of this method was that whenever I filtered the water I lost some of it. Consequently the basins began to show differences, where they originally contained the same amount of water. The loss of water ultimately varied between 350 and 955  $\text{cm}^3$ .

I tried to keep the salinity constant by adding drops of distilled water from burettes. In the unheated room I succeeded in doing so without any trouble; in the heated I could not avoid differences of a few promilles. Areometers appearing not to be accurate enough for this purpose, the salinity was determined titrimetrically (once a week). (The results of these titrations are reliable to 0.2‰, owing to the analyst temporarily titrating a little too quickly). It appeared that in KNUDSEN's Tables for 40‰ to 50‰ salinities no corrections are given and I estimated these on the basis of the corrections that were stated.

Starting the experiments in the second week of December, I had to content myself with animals with eggs in an early stage of development and which might, therefore, differ a little from each other. Crabs, bearing segmented or slightly segmented eggs, then were not available, as the production of eggs was already in progress.

The crabs were gradually transferred to the salinity in which the development of the eggs was to be studied. (At first I did not take into account any differences in temperature when filtering, or when transferring them; later on I took notice of these, although any influence on the result could not be stated). I started with two crabs in each basin. As some lost their eggs and had to be replaced, this number of two animals did not remain constant and it happened that for a shorter or longer period there were one or three crabs in a basin. (At the end of the experiments it appeared that in all probability this has had no influence either). The animals were fed with bits of mussel or lugworm. The food was first washed with tap-water, then with distilled water, before being given to them. Almost daily the eggs were controlled. By means of a little spatula nearly every day a sample of eggs was taken from under the abdomen of the animals and this was investigated with a fairly weak power. For the meaning of the various stages of development which were distinguished during the experiments I refer to p. 302, where I discussed this question at length. At least during the first few days in the eggs in the higher salinities there occurred a clearly visible slight shrinkage whereby between cement-capsule (see Chapter III) and the eggs an open space was formed (see Pl. VI, fig. 5). In the protocols following below I several times state the diameter of the capsule and the diameter of the shrunken egg separately; hereby the first stated measure of the capsule corresponds with the first stated measure for the egg, etc. The lengthy and voluminous protocols now follow in an abridged form.

### Results of the experiments

SALINITY  $\pm 50^0/_{00}$ .

Animal 1 after two days lost all its eggs.

Animal 2 average temperature =  $9^{\circ}.7$  C. ( $19^{\circ}.0$  C. -  $5^{\circ}.1$  C.); average salinity =  $50.4^0/_{00}$  ( $52.4^0/_{00}$  -  $49.2^0/_{00}$ ).

- 10 Dec. strongly segmented (came at about 24 o'clock in the basin).  
 $\pm^1$  18 Dec. the invagination begins to show.  
 19 Jan. the eye-pigment begins to show.  
 23 Jan. indication of chromatophores.  
 25 Jan. many eggs died.  
 4 Febr. pigment-bands begin to show.  
 21 Febr. many dead eggs, many with strongly pigmented larvae in them.  
 1 March the yolk-rest of the larvae is small, its form irregular. The formation of lobes is not clear. The yolk-substance looks abnormal.  
 9 March the first eggs are perhaps hatching. The two protozoae I see, do not move. The chromatophores look somewhat abnormal.  
 23 March what could hatch did so.<sup>2)</sup>

Measurements of the eggs:<sup>3)</sup> 10 Dec. cement-membrane: 400, 400, egg: 360, 342; 12 Dec.: cement-membrane: 420, 399, 380, egg: 342, 342, 380; 4 Febr. (pigment-bands appear): 462, 440, 462; 14 Febr.: 462, 462, 462; 18 Febr. (fairly strongly pigmented): 483, 484, 462; 12 March: 528, 506, 506.

Animal 3 average temperature =  $9^{\circ}.6$  C. ( $14^{\circ}.0$  C. -  $5^{\circ}.1$  C.); average salinity =  $50.4 \frac{0}{100}$  ( $52.4 \frac{0}{100}$  -  $49.2 \frac{0}{100}$ ).

- 18 Dec. first traces of invagination.  
 23 Jan. eggs do not look very healthy.  
 31 Jan. eye-pigment appears.  
 17 Febr. indication of chromatophores.  
 23 Febr. pigment-bands appear.  
 26 Febr. pigment-bands do not look normal.  
 6-9 March more or less strongly pigmented larvae.  
 16 March yolk-rest becomes small and looks abnormal.  
 29 March dead eggs, pigmented eggs with small yolk-rest (still too large for hatching of larvae), two non-moving protozoae; there are pigmented eggs that are clearly opaque.  
 1 April everything has disappeared from the abdomen.

Measurements of the eggs: 18 Dec., before the animal came in the high salinity: 440, 460, 378; 20 Dec. cement-membrane: 456, 462, 462, egg: 418, 420, 399; 14 Febr. (eye-pigment): 460, 480, 462; 18 Febr. (eye-pigment): 441, 460, 462; 12 March (fairly strongly pigmented larvae): 483, 483, 483.

Conclusion: In this salinity various eggs developed into a protozoa not being healthy. The greater part of the eggs, however, died. I did not find zocae. In the egg-plug of the two animals Nematodes occurred. In both cases the eggs in the beginning showed a clear shrinking, which disappeared after a few days.

<sup>1)</sup>  $\pm$  means that it may differ one day.

<sup>2)</sup> On the hatching of the eggs and also before that, it always struck me that the stages of development of the eggs mutually differed but little.

<sup>3)</sup> The measurements given are length multiplied by breadth. The number given must be multiplied by  $36/354^2$  to get  $\text{mm}^2$ .

SALINITY  $\pm 40\text{‰}$ .

- Animal 1 average temperature =  $10^{\circ}.3\text{ C.}$  ( $14^{\circ}.2\text{ C.} - 5^{\circ}.3\text{ C.}$ ); average salinity =  $40.3\text{‰}$  ( $40.6\text{‰} - 40.1\text{‰}$ ).
- 10 Dec. strongly segmented.
- 12-17 Dec. invagination begins.
- 6 Jan. egg-plug is small.
- 13 Jan. eye-pigment appears.
- 16 Jan. indication of chromatophores.
- 23 Jan. pigment-bands appear.
- 15 Febr. practically all the eggs have disappeared, the remaining ones have strongly pigmented larvae and a large yolk-rest.

Measurements of the eggs: 10 Dec. cement-membrane: 342, 399, 400, egg: 324, 360, 342; 14 Jan. (slight eye-pigment): 441, 420, 462; 31 Jan. (rather markedly pigmented larvae): 504, 462, 440, 484.

- Animal 2 average temperature =  $10^{\circ}.0\text{ C.}$  ( $14^{\circ}.2\text{ C.} - 5^{\circ}.3\text{ C.}$ ); average salinity =  $40.0\text{‰}$  ( $40.6\text{‰} - 39.4\text{‰}$ ).
- 10 Dec. strongly segmented.
- 12-16 Dec. invagination visible.
- 10 Jan. eye-pigment appears.
- 16 Jan. indication of chromatophores.
- 21 Jan. pigment-bands appear.
- $\pm 31\text{ Jan.}$  larvae markedly pigmented.
- 23 Febr. first protozoecae appear.
- 5 March all protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. cement-membrane: 420, 399, 399, egg: 361, 361, 380; 11 Jan. (eye-pigment): 506, 462, 460; 31 Jan. (markedly pigmented larvae): 552, 528, 552; 13 Febr. (the yolk-rest is rather small): 575, 575, 576; 18 Febr.: 600, 624, 575; 26 Febr.: 625, 600, 600.

Conclusion: The eggs developed normally in this salinity and showed a clear shrinkage during the first few days.

SALINITY  $\pm 36.5\text{‰}$ .

- Animal 1 average temperature =  $10^{\circ}.2\text{ C.}$  ( $14^{\circ}.0\text{ C.} - 5^{\circ}.3\text{ C.}$ ); average salinity =  $36.0\text{‰}$  ( $36.4\text{‰} - 35.3\text{‰}$ ).
- 10 Dec. markedly segmented.
- 12-17 Dec. invagination visible.
- 6 Jan. eye-pigment appears.
- $\pm 10\text{ Jan.}$  indication of chromatophores.
- 18 Jan. pigment-bands present.
- $\pm 24\text{ Jan.}$  larvae are strongly pigmented.
- 20 Febr. the first protozoecae appear.
- 27 Febr. all protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 399, 400, 460; 7 Jan. (vague eye-pigment spots): 420, 462, 420; 18 Jan. (vague pigment-bands): 483, 484, 462; 31 Jan. (yolk-rest rather small): 529, 528, 552; 12 Febr. (yolk-rest small): 552, 552, 552; 23 Febr.: 576, 552, 552.



- Animal 2 average temperature =  $10^{\circ}.1$  C. ( $14^{\circ}.0$  C. -  $5^{\circ}.3$  C.); average salinity =  $35.9$  ‰ ( $36.4$  ‰ -  $35.5$  ‰).
- 10 Dec. strongly segmented.
- 13 Dec. invagination visible.
- 8 Jan. eye-pigment present.
- ± 15 Jan. indication of chromatophores.
- 20 Jan. pigment-bands visible.
- ± 29 Jan. larvae are strongly pigmented.
- 22 Febr. the first protozoae appear.
- 3 March all protozoae have left the egg-membrane.

Measurements of the eggs: 31 Jan.: 483, 483, 506; 12 Febr. (yolk-rest small): 506, 528, 552; 18 Febr.: 575, 528, 528.

Conclusion: The eggs developed in this salinity in a normal way. In the beginning a slight shrinkage occurred, which was not measured.

#### SALINITY ± $33$ ‰

- Animal 1 average temperature =  $10^{\circ}.3$  C. ( $14^{\circ}.7$  C. -  $5^{\circ}.5$  C.); average salinity =  $32.8$  ‰ ( $33.5$  ‰ -  $32.3$  ‰).
- 10 Dec. strongly segmented.
- 12 Dec. invagination visible.
- 6 Jan. eye-pigment present.
- 7 Jan. indication of chromatophores.
- 14 Jan. pigment-bands present.
- 23 Jan. larvae are strongly pigmented.
- 15 Febr. first protozoae occurred.
- 26 Febr. the greater part of the protozoae has hatched. The rather large number that has not left the eggs is probably dead; some look opaque.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented); cement-membrane: 399, 400, 420, egg: 380, 400, 380; 7 Jan. (vague eye-pigment): 506, ± 506, 506; 14 Jan. (vague pigment-bands): 483, 529, 506; 23 Jan. (strongly pigmented larvae): 552, 552, 552; 2 Febr. (rather small yolk-rest): 600, 552, 576; 12 Febr. (very small yolk-rest): 650, 624, 600; 19 Febr. (appearing larvae): 598, 624, 598.

- Animal 2 average temperature =  $10^{\circ}.3$  C. ( $14^{\circ}.7$  C. -  $5^{\circ}.5$  C.); average salinity =  $32.8$  ‰ ( $33.5$  ‰ -  $32.3$  ‰).
- 10 Dec. strongly segmented.
- 12 Dec. invagination visible.
- 6 Jan. eye-pigment present.
- ± 10 Jan. indication of chromatophores.
- 16 Jan. pigment-bands present.
- ± 15 Febr. first protozoae probably appear.
- ± 25 Febr. protozoae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented); cement-membrane: 437, 399, 437, egg: 396, 380, 418; 31 Jan. (strongly pigmented larvae, yolk-rest fairly large): 552, 550, 600; 11 Febr. (yolk-rest small): 600, 600, 624; 18 Febr. (eggs on the point of hatching): 598, 575, 624.

Conclusion: Eggs developed in this salinity normally. The eggs showed

in both cases temporarily a slight shrinkage. A fairly large amount of larvae died on hatching. In the egg-plugs of both animals I found Nematodes.

### SALINITY $\pm 30\text{‰}$ .

Animal 1 average temperature =  $9^{\circ}.9$  C. ( $14^{\circ}.1$  C. -  $5^{\circ}.3$  C.); average salinity =  $29.9\text{‰}$  ( $30.3\text{‰}$  -  $29.4\text{‰}$ ).

- 10 Dec. strongly segmented.
- $\pm 14$  Dec. invagination visible.
- 14 Jan. eye-pigment appears.
- 16 Jan. indication of chromatophores.
- 21 Jan. pigment-bands present.
- 31 Jan.-2 Febr. strongly pigmented larvae.
- 26 Febr. the first protozoae appear.
- 5 March protozoae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 360, 399, 378; 23 Jan. (slightly developed pigment-bands): 484, 483, 484; 12 Febr. (yolk-rest small): 552, 552, 529; 28 Febr. (larvae about to appear): 576, 575, 550.

Animal 2 average temperature =  $10^{\circ}.0$  C. ( $14^{\circ}.1$  C. -  $5^{\circ}.3$  C.); average salinity =  $29.9\text{‰}$  ( $30.3\text{‰}$  -  $29.4\text{‰}$ ).

- 10 Dec. strongly segmented.
- $\pm 14$  Dec. invagination visible.
- 9 Jan. eye-pigment present.
- 10-14 Jan. indication of chromatophores.
- 19 Jan. pigment-bands appear.
- 25-28 Jan. strongly pigmented larvae.
- 23-26 Febr. first protozoae appear.
- 2 March protozoae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 400, 399, 399; 21 Jan. (pigment-bands): 506, 484, 483; 12 Febr. (yolk-rest is small): 600, 600, 600; 18 Febr.: 600, 600, 600; 23 Febr. (yolk-rest is very small): 575, 576, 625; 26 Febr. (larvae about to appear): 600, 600, 575.

Conclusion: In both cases the eggs developed normally in this salinity. I found Nematodes in the egg-plug of both animals.

### SALINITY $\pm 28\text{‰}$ .

Animal 1 average temperature =  $11^{\circ}.1$  C. ( $14^{\circ}.1$  C. -  $7^{\circ}.6$  C.); average salinity =  $28.4\text{‰}$  ( $28.9\text{‰}$  -  $27.9\text{‰}$ ).

- 10 Dec. strongly segmented.
- 12 Dec. invagination appears.
- 12 Jan. division into a yolk-free and a yolk-containing part; eggs do not look entirely normal.
- 14 Jan. eye-pigment visible.
- 21 Jan. fairly clear eye-pigment spots; many eggs degenerate.
- 23 Jan. indication of chromatophores.
- 25 Jan. all eggs have disappeared.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 460, 462, 483; 18 Jan. (vague eye-pigment spots): 575, 600, 600; 21 Jan. 575, 575, 624.

Animal 2 soon lost all its eggs.

Animal 3 average temperature =  $9^{\circ}.6$  C. ( $13^{\circ}.6$  C. -  $5^{\circ}.4$  C.); average salinity =  $28.3^{0}/_{00}$  ( $28.9^{0}/_{00}$  -  $28.0^{0}/_{00}$ ).

14 Dec. invagination appears.

21 Jan. eye-pigment present.

21-23 Jan. indication of chromatophores.

2 Febr. pigment-bands visible.

$\pm$  10 March first protozoecae appear.

20 March the protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 17 Dec. (invagination appears): 380, 420, 420; 21 Jan. (vague eye-pigment): 504, 506, 528; 31 Jan. (clear eye-pigment): 528, 528, 528; 11 Febr. (pigment-bands): 528, 528, 528; 12 March (very small yolk-rest): 576, 625, 625.

Animal 4 average temperature =  $9^{\circ}.0$  C. ( $11^{\circ}.5$  C. -  $5^{\circ}.4$  C.); average salinity =  $28.0^{0}/_{00}$  ( $28.6^{0}/_{00}$  -  $27.6^{0}/_{00}$ ).

22 Jan. invagination has recently begun.

18 March eye-pigment appears.

25 March practically all the eggs have disappeared; in the remaining eggs are larvae with eye-pigment spots and indication of chromatophores. The eggs look sound.

Measurements of the eggs: 23 Jan. (a little further than the appearance of the invagination): 399, 380, 400; 8 Febr. (division into a yolk-free and a yolk-containing part): 420, 420, 420; 28 Febr.: 462, 420, 462; 15 March: 441, 440, 462; 25 March: 528, 552, 528.

Conclusion: On January 1st I observed that a great part of the water had slowly run away through a crack in the basin. On January 15th (so a fortnight later) I added water till  $4900\text{ cm}^3$  (the quantity before the basin was damaged). That the eggs of animal 1 died, is no doubt due to this accident. The eggs of animal 3 developed normally and hatched well; the eggs of animal 4 also developed normally, but detached themselves too soon from the pleopods. The egg-plugs of animal 3 and animal 4 harboured Nematodes.

#### SALINITY $\pm 26^{0}/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $10^{\circ}.1$  C. ( $14^{\circ}.1$  C. -  $5^{\circ}.3$  C.); average salinity =  $25.8^{0}/_{00}$  ( $26.2^{0}/_{00}$  -  $25.4^{0}/_{00}$ ).

10 Dec. strongly segmented.

12 Dec. invagination visible.

7 Jan. division into a yolk-free and a yolk-containing part; the eggs begin to look somewhat abnormal (opaque).

14 Jan. eye-pigment appears.

21-25 Jan. indication of the chromatophores; the whole looks abnormal.

$\pm$  25 Jan. I see the first degenerated eggs.

31 Jan. pigment-bands present.

2 Febr. many degenerated eggs.

- 13 Febr. many empty egg-capsules, further eggs with clearly visible eye-pigment spots, a few eggs with pigment-bands and one strongly pigmented egg. All the eggs look watery and the yolk is almost entirely spread throughout the egg, both features being abnormal.
- 21 Febr. the greater part of the eggs has disappeared from under the abdomen.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 380, 420, 399; 15 Jan. (vague eye-pigment spots, eggs look abnormal): 529, 506, 552; 18 Jan.: 529, 576, 552; 21 Jan. (vague eye-pigment spots): 625, 552, 600; 23 Jan. (eggs watery and opaque): 676, 625, 600, (eggs which had not developed from the beginning): 440, 440, 441; 2 Febr. (clear eye-pigment spots): 650, 675, 600; 13 Febr.: 700, 675, 700.

Animal 2 had lost all its eggs on 6 January; till 6 January the development was just as for animal 1.

Animal 3 average temperature =  $9^{\circ}.4$  C. ( $12^{\circ}.3$  C. -  $5^{\circ}.3$  C.); average salinity =  $26.0^{0}/_{00}$  ( $26.2^{0}/_{00}$  -  $25.8^{0}/_{00}$ ).

- 10 Jan. a little further than the first indication of invagination.
- 25 Jan. the eggs have a watery and yet granular structure.
- 2 Febr. it is as if the eggs are degenerating.
- 4 Febr. the parent animal is dead.

Animal 4 average temperature =  $9^{\circ}.7$  C. ( $13^{\circ}.8$  C. -  $5^{\circ}.0$  C.); average salinity (determined till and inclusive 16 April) =  $25.8^{0}/_{00}$  ( $25.9^{0}/_{00}$  -  $25.6^{0}/_{00}$ ).

- 22 Febr. division into a yolk-free and a yolk-containing part.
- 28 Febr. the eggs look a little abnormal (watery).
- $\pm$  24 March eye-pigment, the eggs look abnormal.
- 24-28 March indication of the chromatophores, eggs look abnormal (watery).
- $\pm$  3 April pigment-bands, eggs look abnormal (watery).
- 3-5 April the eggs seem normal again.
- 9-12 April the eggs look quite normal.
- 26 April the yolk-rest of the eggs is small. I see one protozoa; the whole makes a sound impression. I end the experiment.

Measurements of the eggs: 22 Febr. (division into a yolk-free and a yolk-containing part): 440, 440, 440; 28 Febr.: 462, 462, 484; 12 March: 529, 506, 462; 18 March: 506, 484, 506; 25 March (not yet eye-pigment): 506, (with eye-pigment): 528, 506; 9 April: 552, 528, 528; 26 April (small yolk-rest): 575, 552, 575.

Conclusion: It clearly appears that the salinity becomes too low for a normal development of the eggs. The eggs of animal 4 temporarily looked abnormal, but would probably have given normal larvae. In the egg-plugs of animal 1 and 4 I found Nematodes.

#### SALINITY $20^{0}/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $11^{\circ}.3$  C. ( $13^{\circ}.9$  C. -  $7^{\circ}.8$  C.); average salinity =  $20.2^{0}/_{00}$  ( $20.4^{0}/_{00}$  -  $20.0^{0}/_{00}$ ).

- 10 Dec. strongly segmented.
- 17 Dec. invagination visible.



- 20 Jan. the parent animal is dead; the furthest stage of development of the eggs is the division into a yolk-free and a yolk-containing part; the cellular structure is to be seen; the eggs look opaque, while most of them are black.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 528, 504, 506; 14 Jan.: 624, 506, 528.

Animal 2 average temperature =  $11^{\circ}.3$  C. ( $13^{\circ}.9$  C. -  $7^{\circ}.8$  C.); average salinity =  $20.2^{0}/_{00}$  ( $20.4^{0}/_{00}$  -  $20.0^{0}/_{00}$ ).

10 Dec. strongly segmented.

12-17 Dec. in various eggs invagination visible.

21 Jan. all eggs have disappeared. Eggs do not develop further than the division into a yolk-free and a yolk-containing part, many eggs are black.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 440, 441, 440; 14 Jan. (strongly segmented): 529, 506, (black eggs): 484, 462, 440; (division into a yolk-free and a yolk-containing part):  $0.175$  mm.

Animal 3 died after 8 days.

Animal 4 average temperature =  $9^{\circ}.0$  C. ( $11^{\circ}.5$  C. -  $5^{\circ}.4$  C.); average salinity =  $19.9^{0}/_{00}$  ( $20.4^{0}/_{00}$  -  $19.5^{0}/_{00}$ ).

22 Jan. division into a yolk-free and a yolk-containing part.

23 Febr. the parent animal is dead. Also in this case the eggs did not develop further than the stage indicated for 22 January. The greater part degenerates and the few which do not do so look abnormal.

Measurements of the eggs: 23 Jan. (division into a yolk-free and a yolk-containing part): 462, 462, 483; 31 Jan.: 528, 483, 506; 13 Febr.: 625, 625.

Animal 5 average temperature =  $9^{\circ}.5$  C. ( $13^{\circ}.6$  C. -  $5^{\circ}.4$  C.); average salinity =  $19.8^{0}/_{00}$  ( $20.4^{0}/_{00}$  -  $19.5^{0}/_{00}$ ).

24 Jan. invagination visible.

28-31 Jan. eggs look somewhat abnormal (watery).

26 April end of the experiment. The farthest stage reached by a few eggs is where eye-pigment becomes visible, in one I see moreover the indication of the chromatophores; the whole, however, looks unsound and finally the eggs degenerate.

Measurements of the eggs: 25 Jan. (invagination): 420, 399, 399; 4 Febr.: 440, 420, 462; 13 Febr. (division into a yolk-free and a yolk-containing part): 462, 462, 462; 28 Febr.: 506, 506, 506.

Conclusion: In this salinity most eggs can only develop till they reach a stage between the first indication of the invagination and the appearance of the eye-pigment spots. A single egg reaches the stage with the eye-pigment spots. In the egg-plugs of animals 4 and 5 I found Nematodes.

SALINITY  $\pm 15.5^{0}/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $10^{\circ}.1$  C. ( $13^{\circ}.9$  C. -  $5^{\circ}.3$  C.); average salinity =  $15.4^{0}/_{00}$  ( $15.7^{0}/_{00}$  -  $15.2^{0}/_{00}$ ).

10 Dec. strongly segmented.

$\pm$  23 Dec. invagination visible.

18 Febr. nearly all eggs have disappeared from under the abdomen. The eggs do not develop further than the stage in which a yolk-free and a yolk-containing part may be distinguished and this only holds for a few. The cellular structure visible.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 484, 480, 484; 14 Jan. (invagination): 552, 506, (no division into a yolk-free and a yolk-containing part is to be seen, but there is something resembling a cellular structure): 529; 13 Febr. (something of a division into a yolk-free and a yolk-containing part is to be seen): 650, 600, 624.

Animal 2 average temperature =  $10^{\circ}.1$  C. ( $13^{\circ}.9$  C. -  $5^{\circ}.3$  C.); average salinity =  $15.4^{0}/_{00}$  ( $15.7^{0}/_{00}$  -  $15.2^{0}/_{00}$ ).

10 Dec. strongly segmented.

12-17 Dec. invagination visible. Eggs looking abnormal.

18 Febr. eggs remain in the stage of division into a yolk-free and a yolk-containing part. The cellular structure visible.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 506, 484, 528; 21 Jan. (division into a yolk-free and a yolk-containing part): 576, 552, 552; 2 Febr.: 600, 624, 600; 13 Febr.: 576, 600, 625.

Conclusion: The eggs cannot develop further in this salinity than the stage where a yolk-free and a yolk-containing part may be distinguished. In the egg-plugs of both animals I found Nematodes.

#### SALINITY $\pm 10^{0}/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $12^{\circ}.2$  C. ( $13^{\circ}.9$  C. -  $8^{\circ}.5$  C.); average salinity  $10.3^{0}/_{00}$  ( $10.4^{0}/_{00}$  -  $10.2^{0}/_{00}$ ).

10 Dec. strongly segmented.

17 Dec. the eggs, apparently, are exposed to an inner tension and they burst when touched, which appears from the yolk-mass I find on the slide.

2 Jan. the parent-animal is dead. The eggs have not developed any further.

Measurements of the eggs: 10 Dec.: 528, 506, 529; 2 Jan.: 624, 650, 625.

Animal 2 average temperature =  $11^{\circ}.6$  C. ( $13^{\circ}.9$  C. -  $8^{\circ}.0$  C.); average salinity =  $10.4^{0}/_{00}$  ( $10.8^{0}/_{00}$  -  $10.2^{0}/_{00}$ ).

10 Dec. strongly segmented.

20-23 Dec. eggs degenerating.

10 Jan. eggs do not develop.

14 Jan. the parent-animal is dead.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 624, 600, (probably not fecundated eggs): 462, 400, 2 Jan.: 702, 525, 650.

Conclusion: In this salinity no visible development takes place externally. The eggs are exposed to a severe internal pressure, which causes strong swelling.

#### SALINITY $\pm 7^{0}/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $11^{\circ}.7$  C. ( $14^{\circ}.0$  C. -  $8^{\circ}.0$  C.); average salinity =  $7.1^{0}/_{00}$  ( $7.4^{0}/_{00}$  -  $7.0^{0}/_{00}$ ).

- 10 Dec. strongly segmented; the egg-plug is strongly swollen so that carapace and abdomen are as it were in one line.
- 10 Jan. the parent-animal is dead; the eggs do not develop any further.
- Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 624, 600, 576, 552; 18 Dec.: 650, 600, 600; 2 Jan.: 675, 552, 676.
- Animal 2 average temperature =  $12^{\circ}.3$  C. ( $14^{\circ}.0$  C. -  $8^{\circ}.6$  C.); average salinity =  $7.0^{0}/_{00}$  ( $7.1^{0}/_{00}$  -  $7.0^{0}/_{00}$ ).
- 10 Dec. strongly segmented.
- 27 Dec. the parent-animal is dead; the eggs do not develop further.
- Measurements of the eggs: 10 Dec.: 567, 575, 528, 529; 18 Dec.: 598, 598, 420, 552; 27 Dec.: 550, 576, 552.
- Conclusion: In this salinity no externally visible development whatsoever takes place. The eggs are exposed to an internal pressure and burst when touched.

### Series with higher temperatures

#### SALINITY $\pm 53^{0}/_{00}$ .

- Animal 1 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $19^{\circ}.7$  C. -  $9^{\circ}.9$  C.); average salinity =  $53.1^{0}/_{00}$  ( $55.6^{0}/_{00}$  -  $50.5^{0}/_{00}$ ).
- 10 Dec. strongly segmented.
- 13-16 Dec. invagination appears.
- 17 Dec. the eggs do not look sound.
- 1 Jan. eye-pigment visible.
- 2 Jan. indication of the chromatophores.
- 3 Jan. pigment-bands present.
- 7 Jan. there are eggs with rather strongly pigmented larvae; less than half of the eggs develop normally.
- 18 Jan. many dead eggs; the strongly pigmented eggs look opaque; in one egg which was not opaque I could see the heart pulsate.
- 19 Jan. nearly all the eggs have disappeared from under the abdomen; one larva I saw still moving.
- Measurements of the eggs: 12 Dec. (strongly segmented), cement-membrane: 399, 378, 420, egg: 380, 342, 360; 4 Jan. (pigment-bands): 440, 462, 440.
- Animal 2 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $19^{\circ}.7$  C. -  $9^{\circ}.9$  C.); average salinity =  $53.1^{0}/_{00}$  ( $55.6^{0}/_{00}$  -  $50.5^{0}/_{00}$ ).
- 10 Dec. strongly segmented.
- 12 Dec. invagination visible.
- 23 Dec. in two eggs I see a pigmentation spot although the animals are not yet far enough developed for showing that.
- $\pm$  31 Dec. eye-pigmentation appears.
- 2 Jan. pigmentation-bands present.
- 7 Jan. rather strongly pigmented larvae in the eggs, relatively few eggs do not develop normally.
- 14 Jan. various eggs without pigmentation as well as fairly strongly pigmented eggs dead. Many eggs with pigmented larvae look opaque. I see one probably abnormal protozoa.

Measurements of the eggs: 12 Dec. (invagination visible), cement-membrane: 399, 378, 420, egg: 380, 342, 360; 17 Dec. (division into a yolk-free and a yolk-containing part appeared a short time ago), cement-membrane: 399, 440, 440, egg: 399, 418, 440; 4 Jan. (pigmentation-bands): 483, 440, 460; 7 Jan. (rather strongly pigmented larvae): 462, 440, 462.  
 Conclusion: In this salinity most of the eggs failed either before they got pigmentation-spots, or after. Many eggs with strongly pigmented larvae became opaque. It is doubtful whether one protozoa appeared. The eggs show a temporary shrinkage. Probably the pigmentation is abnormal.

#### SALINITY $\pm 41^0/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $19^{\circ}.8$  C. -  $10^{\circ}.1$  C.);  
 average salinity =  $41.0^0/_{00}$  ( $42.0^0/_{00}$  -  $40.1^0/_{00}$ ).

- 8 Dec. strongly segmented.
- 10 Dec. invagination visible.
- 27 Dec. eye-pigmentation present.
- 28 Dec. indication of chromatophores.
- 29 Dec.-1 Jan. pigmentation-bands appear.
- 1 Jan. strongly pigmented larvae.
- 9 Jan. first protozoa appear.
- 11 Jan. protozoae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly pigmented), cement-membrane: 360, 378, (invagination visible), cement-membrane: 418, 437, 418; 17 Dec.: 399, 399, 380; 3 Jan. (strongly pigmented larvae): 600, 528, 506; 8 Jan. (small yolk-rest): 552, 528, 575.

#### Animal 2

- 8 Dec. strongly segmented.
- 17 Dec. practically all the eggs have disappeared from under the abdomen; it makes the impression as if they have been torn off.

Animal 3 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $19^{\circ}.8$  C. -  $10^{\circ}.1$  C.);  
 average salinity =  $41.2^0/_{00}$  ( $42.0^0/_{00}$  -  $40.1^0/_{00}$ ).

- 12 Dec. invagination visible.
- 29 Dec. eye-pigmentation present.
- $\pm 30$  Dec. indication of chromatophores.
- 30 Dec.-1 Jan. pigment-bands appear.
- 2 Jan. strongly pigmented larvae.
- 1 Jan. first protozoae appear.
- $\pm 13$  Jan. protozoae have hatched.

Measurements of the eggs: 17 Dec.: 420, 420, cement-membrane: 400, egg: 380; 3 Jan. (strongly pigmented eggs): 506, 528, 528; 11 Jan. (eggs are about to hatch): 552, 575, 552.

Conclusion: In this salinity the animals develop normally; some eggs at least show a temporary shrinkage. In the egg-plugs of 1 and 3 I found Nematodes.

#### SALINITY $\pm 36^0/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $16^{\circ}.5$  C. ( $20^{\circ}.0$  C. -  $10^{\circ}.3$  C.);  
 average salinity =  $35.8^0/_{00}$  ( $35.9^0/_{00}$  -  $35.6^0/_{00}$ ).



- 8 Dec. strongly segmented.
- 10 Dec. invagination visible.
- ± 26 Dec. eye-pigmentation visible.
- ± 28 Dec. indication of chromatophores.
- 29 Dec. pigmentation-bands appear.
- 29 Dec.-1 Jan. strongly pigmented larvae.
- ± 6 Jan. first protozoecae have hatched.
- 8 Jan. the protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 399, (invagination shows): 378, 420; 17 Dec.: 440, 420, 396; 3 Jan. (strongly pigmented larvae): 575, 575, 575.

Animal 2 average temperature =  $16^{\circ}.5$  C. ( $20^{\circ}.0$  C. -  $10^{\circ}.3$  C.);  
average salinity =  $35.8^{0}/_{00}$  ( $35.9^{0}/_{00}$  -  $35.6^{0}/_{00}$ ).

- 8 Dec. strongly segmented.
- ± 10 Dec. invagination visible.
- ± 25 Dec. eye-pigmentation visible.
- 27 Dec. indication of chromatophores.
- 29 Dec.-1 Jan. pigmentation-bands visible.
- 1 Jan. strongly pigmented larvae.
- ± 6 Jan. the first protozoecae hatch.
- 9 Jan. the protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented; some eggs begin to show invagination): 400, 418; 3 Jan. (strongly pigmented larvae): 600, 552, 528.

Animal 3 average temperature =  $16^{\circ}.0$  C. ( $18^{\circ}.0$  C. -  $11^{\circ}.9$  C.)  
average salinity =  $36.0^{0}/_{00}$  ( $36.4^{0}/_{00}$  -  $35.8^{0}/_{00}$ ).

- 11 Febr. division into a yolk-free and a yolk-containing part.
- ± 17 Febr. eye-pigmentation visible.
- 29 Febr.-1 March the first protozoecae hatch.
- 4 March the protozoecae have hatched.

Conclusion: In this salinity the eggs developed normally; in the beginning at least some eggs showed a temporary shrinkage. In the egg-plug of animal 3 I found Nematodes.

SALINITY  $\pm 33.5^{0}/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $19^{\circ}.7$  C. -  $10^{\circ}.1$  C.);  
average salinity =  $33.4^{0}/_{00}$  ( $34.2^{0}/_{00}$  -  $32.7^{0}/_{00}$ ).

- 10 Dec. invagination present.
- 27 Dec. eye-pigmentation and the indication of chromatophores.
- ± 29 Dec. the pigmentation-bands present.
- 7 Jan. the first protozoecae hatch.
- 10 Jan. the protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 440, 357, (the invagination present): 462, 400; 17 Dec.: 437, 418, 418; 3 Jan. (strongly pigmented larvae): 528, 528, 528; 7 Jan.: 572, 550, 572.

Animal 2 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $19^{\circ}.7$  C. -  $10^{\circ}.1$  C.);  
average salinity =  $33.4^{0}/_{00}$  ( $34.2^{0}/_{00}$  -  $32.7^{0}/_{00}$ ).

- 10 Dec. the invagination visible.  
 ± 26 Dec. eye-pigmentation visible.  
 ± 28 Dec. indication of the chromatophores.  
 ± 7 Jan. the first protozoecae appear.  
 10 Jan. the protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (invagination visible): 420, 378, 418, 378; 17 Dec.: 418, 396, 460; 3 Jan. (strongly pigmented larvae): 552, 552, 575.

Conclusion: In this salinity the eggs developed normally. In the beginning there were eggs that shrunk a little temporarily. In both eggplugs I found Nematodes.

#### SALINITY $\pm 30^0/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $19^{\circ}.9$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
 average salinity =  $30.3^0/_{00}$  ( $30.7^0/_{00}$  -  $30.1^0/_{00}$ ).

- 8 Dec. strongly segmented.  
 10 Dec. strongly segmented.  
 12 Dec. invagination present.  
 27 Dec. eye-pigment present.  
 29 Dec. indication of chromatophores.  
 30 Dec. pigment-bands present.  
 1 Jan. strongly pigmented larvae.  
 7 Jan. first protozoecae appear.  
 10 Jan. protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 399, 420, 399; 17 Dec. (division into a yolk-free and a yolk-containing part): 420, 460, 420; 27 Dec. (eye-pigment shows): 484, 484, 483; 7 Jan. (very small yolk-rest): 600, 575, 552.

Animal 2 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $19^{\circ}.9$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
 average salinity =  $30.3^0/_{00}$  ( $30.7^0/_{00}$  -  $30.1^0/_{00}$ ).

- 8 Dec. strongly segmented.  
 ± 12 Dec. invagination present.  
 ± 26 Dec. eye-pigment present.  
 28 Dec. indication of chromatophores.  
 ± 29 Dec. pigment-bands present.  
 ± 1 Jan. strongly pigmented larvae.  
 6 Jan. first protozoecae appear.  
 10 Jan. protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 17 Dec. (division into a yolk-free and a yolk-containing part): 483, 462, 460; 27 Dec. (vague eye-pigment spots): 483, 483, 484; 4 Jan. (strongly pigmented larvae): 575, 550, 575.

Animal 3 average temperature =  $15^{\circ}.9$  C. ( $17^{\circ}.9$  C. -  $11^{\circ}.4$  C.);  
 average salinity =  $30.0^0/_{00}$  ( $30.2^0/_{00}$  -  $29.9^0/_{00}$ ).

- 2 Febr. the animal transferred to the basin.  
 6 Febr. division into a yolk-free and a yolk-containing part.  
 11-13 Febr. eye-pigment visible.  
 28 Febr. the protozoecae have hatched.

Conclusion: In this salinity the eggs develop normally. In all three egg-plugs I found Nematodes.

SALINITY  $\pm 28 \text{ }^0_{\text{00}}$ .

Animal 1 lost all its eggs after 19 days. In about 4 days the eggs were black and therefore they did not develop further.

Animal 2 average temperature =  $16^{\circ}.3 \text{ C.}$  ( $20^{\circ}.0 \text{ C.} - 10^{\circ}.2 \text{ C.}$ ); average salinity =  $28.2 \text{ }^0_{\text{00}}$  ( $28.6 \text{ }^0_{\text{00}} - 28.1 \text{ }^0_{\text{00}}$ ).

8 Dec. strongly segmented.

$\pm 11 \text{ Dec.}$  invagination present.

23-27 Dec. eye-pigment present.

27 Dec. first indication of chromatophores.

28 Dec. pigment-bands present.

29 Dec.-1 Jan. strongly pigmented larvae.

$\pm 6 \text{ Jan.}$  first protozoecae hatch.

10 Jan. protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (about invagination): 399, 400, 399;

17 Dec. (division into a yolk-free and a yolk-containing part): 440, 440, 420.

Animal 3 average temperature =  $16^{\circ}.3 \text{ C.}$  ( $20^{\circ}.0 \text{ C.} - 10^{\circ}.2 \text{ C.}$ ); average salinity =  $28.3 \text{ }^0_{\text{00}}$  ( $28.6 \text{ }^0_{\text{00}} - 28.1 \text{ }^0_{\text{00}}$ ).

17 Dec. invagination visible.

$\pm 30 \text{ Dec.}$  eye-pigment visible.

$\pm 31 \text{ Dec.}$  pigment-bands visible.

11 Jan. first protozoecae appear.

14 Jan. protozoecae have hatched.

Animal 4 average temperature =  $15^{\circ}.8 \text{ C.}$  ( $17^{\circ}.9 \text{ C.} - 11^{\circ}.0 \text{ C.}$ ); average salinity =  $28.0 \text{ }^0_{\text{00}}$  ( $28.7 \text{ }^0_{\text{00}} - 27.5 \text{ }^0_{\text{00}}$ ).

9 Febr. division into a yolk-free and a yolk-containing part.

18 Febr. eye-pigment appears.

$\pm 20 \text{ Febr.}$  pigment-bands appear.

5 March first protozoecae appear.

$\pm 8 \text{ March}$  the protozoecae have appeared.

Conclusion: In this salinity the eggs develop normally. In the egg-plugs of animal 2 and animal 4 I found Nematodes.

SALINITY  $\pm 26 \text{ }^0_{\text{00}}$ .

Animal 1 average temperature =  $16^{\circ}.3 \text{ C.}$  ( $20^{\circ}.0 \text{ C.} - 10^{\circ}.3 \text{ C.}$ ); average salinity =  $25.8 \text{ }^0_{\text{00}}$  ( $26.1 \text{ }^0_{\text{00}} - 25.6 \text{ }^0_{\text{00}}$ ).

10 Dec. invagination visible.

27 Dec. eye-pigment appears.

29 Dec. indication of chromatophores.

29 Dec.-1 Jan. pigmentation-bands appear.

2 Jan. strongly pigmented larvae.

$\pm 8 \text{ Jan.}$  first protozoecae appear.

11 Jan. the protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 17 Dec.: 380, 420, 399; 7 Jan. (strongly pigmented): 575, 600, 552.

Animal 2 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $20^{\circ}.0$  C. -  $10^{\circ}.3$  C.);  
average salinity =  $25.8^{0}/_{00}$  ( $26.1^{0}/_{00}$  -  $25.6^{0}/_{00}$ ).

- 8 Dec. strongly segmented.
- 10 Dec. invagination visible.
- $\pm$  27 Dec. eye-pigment appears.
- $\pm$  28 Dec. indication of chromatophores.
- 29 Dec. pigment-bands appear.
- 2 Jan. strongly pigmented larvae.
- 8 Jan. first protozoae appear.
- 11 Jan. protozoae have hatched.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 440, 420, 420; 17 Dec.: 483, 529, 506; 5 Jan. (strongly pigmented larvae): 552, 624; 575; 7 Jan.: 675, 675, 575, 650.

Conclusion: The eggs develop normally in this salinity. In the egg-plug of animal 1 I found Nematodes.

SALINITY  $\pm 24^{0}/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $15^{\circ}.9$  C. ( $18^{\circ}.2$  C. -  $8^{\circ}.9$  C.);  
average salinity =  $23.8^{0}/_{00}$  ( $24.1^{0}/_{00}$  -  $23.5^{0}/_{00}$ ).

- 17 Jan. invagination begun a short time ago.
- 31 Jan. eye-pigmentation appears.
- 2 Febr. pigment-bands appear.
- $\pm$  6 Febr. strongly pigmented larvae.
- 16 Febr. first protozoae appear.
- 18 Febr. the protozoae have hatched.

Measurements of the eggs: 22 Jan.: 483, 528, 480; 31 Jan. (eye-pigment): 528, 484, 529; 2 Febr. (vague pigment-bands): 552, 528, 552; 11 Febr. (rather small yolk-rest): 600, 600, 624.

Animal 2 average temperature =  $15^{\circ}.9$  C. ( $18^{\circ}.2$  C. -  $8^{\circ}.9$  C.);  
average salinity =  $23.8^{0}/_{00}$  ( $24.1^{0}/_{00}$  -  $23.5^{0}/_{00}$ ).

- $\pm$  18 Jan. invagination present.
- 1 Febr. eye-pigment appears.
- $\pm$  2 Febr. indication of the chromatophores.
- 3 Febr. pigment-bands appear.
- 4-6 Febr. strongly pigmented larvae.
- 16 Febr. first protozoae appear.
- 19 Febr. protozoae have hatched.

Measurements of the eggs: 22 Jan.: 480, 504, 483; 29 Jan.: 484, 483, 483; 11 Febr. (rather small yolk-rest): 552, 528, 550.

Conclusion: The development of the eggs in this salinity is normal. In both egg-plugs I found Nematodes.

SALINITY  $\pm 20^{0}/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $16^{\circ}.6$  C. ( $19^{\circ}.9$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
average salinity =  $20.1^{0}/_{00}$  ( $20.2^{0}/_{00}$  -  $20.1^{0}/_{00}$ ).

- 8 Dec. strongly segmented.



10-17 Dec. the eggs have become black and did not develop further.  
4 Jan. few eggs are left.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 462, 441, 441; 17 Dec.: 441, 441, 441; 4 Jan.: 462, 462, 462.

Animal 2 average temperature =  $16^{\circ}.6$  C. ( $19^{\circ}.9$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
average salinity =  $20.1$  ‰ ( $20.2$  ‰ -  $20.1$  ‰).

8 Dec. strongly segmented.  
± 13 Dec. invagination appears.  
17-19 Dec. eggs look somewhat opaque.  
29 Dec. eye-pigment appears, eggs look abnormal; quantity of yolk is too large as compared with normal eggs.  
29 Dec.-1 Jan. eggs are degenerating; many empty egg-capsules; some eggs having clear, but abnormal pigmentation-spots.  
± 3 Jan. in a few eggs pigment-bands visible.  
5 Jan. a few eggs have strongly pigmented larvae, they are, however, opaque.  
7 Jan. all eggs have disappeared from under the parent-animal.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 441, 462; 17 Dec.: 462, 462, 462; 4 Jan. (pigment-bands): 625, 575, 624.

Animal 3 average temperature =  $17^{\circ}.0$  C. ( $19^{\circ}.9$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
average salinity =  $20.2$  ‰ ( $20.2$  ‰ -  $20.1$  ‰).

23 Dec. invagination begun a short time ago.  
29 Dec.-1 Jan. eggs look unsound.  
2 Jan. eggs are degenerating.  
6 Jan. practically all the eggs have disappeared; they have not developed further than the beginning of the stage of a clear division into a yolk-free and a yolk-containing part.

Animal 4 average temperature =  $15^{\circ}.7$  C. ( $17^{\circ}.9$  C. -  $8^{\circ}.6$  C.);  
average salinity =  $19.8$  ‰ ( $19.9$  ‰ -  $19.6$  ‰).

22 Jan. invagination began a short time ago.  
26-29 Jan. eggs look a little watery and there are a good many black eggs.  
3 Febr. eye-pigment visible, perhaps the eggs look a little watery.  
6 Febr. pigment-bands appear; eggs appear probably sound.  
± 11 Febr. strongly pigmented larvae.  
20 Febr. first protozoecae appear.  
21 Febr. there are larvae in the water.  
22 Febr. the protozoecae have hatched.

Measurements of the eggs: 29 Jan.: 506, 506, 528 (black eggs): 462, 462, 484; 6 Febr. (vague pigment-bands): 506, 506, 528; 19 Febr. (strongly pigmented larvae): 600, 624, 624.

Conclusion: This salinity had an unfavourable influence on the development of the eggs of some of the animals. One of the three animals got eggs hatching protozoecae; also the eggs of this animal showed a clear, though temporary abnormality in their development. One of the two others got as far as pigmented larvae, of the other animal the eggs did not even develop as far as the eye-pigmentation stage; in the egg-plug of animal 4 I found Nematodes.

SALINITY  $\pm 18^0/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $15^{\circ}.6$  C. ( $17^{\circ}.3$  C. -  $12^{\circ}.0$  C.);  
average salinity<sup>1</sup>) =  $18.2^0/_{00}$  ( $18.8^0/_{00}$  -  $17.8^0/_{00}$ ).

27 Febr. invagination began some time ago.

28 Febr.-2 March eggs may be somewhat irregular.

7-9 March eggs look somewhat abnormal.

13 March eye-pigment visible; eggs perhaps a little abnormal.

$\pm 15$  March indication of the chromatophores, a few eggs somewhat abnormal.

17 March pigment-bands appear, the eggs look normal.

$\pm 19$  March strongly pigmented larvae.

26 March the first protozoae appear.

29 March larvae in the water.

30 March the protozoae have hatched.

Measurements of the eggs: 28 Febr.: 441, 440, 420; 12 March: 483, 462, 483; 14 March (vague eye-pigmentation spots): 506, 506, 506; 22 March (yolk-rest rather large): 575, 600, 600; 26 March (yolk-rest small): 624, 625, 650.

Animal 2 average temperature =  $15^{\circ}.1$  C. ( $17^{\circ}.3$  C. -  $12^{\circ}.0$  C.);  
average salinity =  $18.5^0/_{00}$  ( $18.8^0/_{00}$  -  $18.2^0/_{00}$ ).

7 March the number of eggs is small, during the transfer from other salinities the greater part of the eggs disappeared. The eggs are in the stage of a division into a yolk-free and a yolk-containing part.

7-12 March the eggs look somewhat abnormal.

14 March practically all the eggs have disappeared from under the abdomen some look abnormal, others look quite normal.

18 March all the eggs have disappeared from under the abdomen; some look abnormal, others look quite normal.

Measurements of the eggs: 7 March: 462, 440, 462; 12 March: 462, 462, 484; 14 March: 462, 506, 529.

Conclusion: In this salinity the eggs could develop into protozoae; the result was, however, also that the eggs temporarily looked somewhat abnormal.

SALINITY  $\pm 15^0/_{00}$ .

Animal 1 average temperature =  $16^{\circ}.2$  C. ( $17^{\circ}.7$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
average salinity =  $15.2^0/_{00}$  ( $15.2^0/_{00}$  -  $15.1^0/_{00}$ ).

8 Dec. strongly segmented.

12-17 Dec. division into a yolk-free and a yolk-containing part; the whole, however, is highly abnormal.

1 Jan. the eggs have disappeared; they have not developed further than the stage mentioned.

<sup>1</sup>) As this basin was later added to the series water of the second lot (see p. 325) was used for it.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 528, 550;  
17 Dec.: 575, 506, 552.

Animal 2 average temperature =  $16^{\circ}.2$  C. ( $17^{\circ}.7$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
average salinity =  $15.2$  ‰ ( $15.2$  ‰ -  $15.1$  ‰).

8 Dec. strongly segmented.

12-17 Dec. as animal 1.

1 Jan. the eggs have disappeared.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 440, 462,  
483; 17 Dec. 483, 460, 484.

Conclusion: In this salinity the eggs do not develop further than a vaguely visible division into a part containing somewhat more and a part containing somewhat less yolk. The cellular structure (see p. 346) is more or less to be seen.

#### SALINITY $\pm 10.5$ ‰.

Animal 1 average temperature =  $16^{\circ}.5$  C. ( $19^{\circ}.2$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
average salinity =  $10.4$  ‰ ( $10.7$  ‰ -  $10.2$  ‰).

8 Dec. strongly segmented.

20 Dec. perhaps in a single egg invagination present. At least externally the development does not proceed.

23-27 Dec. the eggs are degenerating.

7 Jan. all the eggs have disappeared.

Measurements of the eggs: 10 Dec.: 528, 528, 484; 17 Dec. (strongly segmented): 506, 506, 506; 1 Jan. (the eggs degenerate): 600, 483, 600.

Animal 2 after two days the animal had practically lost all its eggs.

Animal 3 average temperature =  $16^{\circ}.5$  C. ( $19^{\circ}.2$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
average salinity =  $10.4$  ‰ ( $10.7$  ‰ -  $10.2$  ‰).

13 Dec. strongly segmented.

17-20 Dec. the eggs are degenerating.

7 Jan. practically all the eggs have disappeared.

Measurements of the eggs: 17 Dec. (strongly segmented): 600, 625, 600; 1 Jan. (eggs degenerating): 625, 702,  $\pm 675$ .

Conclusion: In this salinity, at least externally the eggs do not develop at all. Perhaps a single egg shows invagination. The eggs were swollen.

#### SALINITY $\pm 7$ ‰.

Animal 1 average temperature =  $15^{\circ}.7$  C. ( $16^{\circ}.4$  C. -  $14^{\circ}.5$  C.);  
average salinity =  $7.0$  ‰ ( $7.1$  ‰ -  $7.0$  ‰).

8 Dec. strongly segmented. The eggs do not develop further.

17-20 Dec. eggs are degenerating.

21 Dec. the parent-animal is dead.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 700, 725, 598; 17 Dec. 600, 644, 600.

Animal 2 average temperature =  $16^{\circ}.3$  C. ( $19^{\circ}.1$  C. -  $10^{\circ}.2$  C.);  
average salinity =  $7.1$  ‰ ( $7.4$  ‰ -  $7.0$  ‰).

8 Dec. strongly segmented.

10-12 Dec. the eggs look abnormal. Several have lost part of their contents.  
 23 Dec. from some of the eggs part of the contents is extruded, these eggs become decidedly smaller. Consequently the extended egg-capsule had kept its elasticity.

4 Jan. practically all the eggs have disappeared.

Measurements of the eggs: 10 Dec. (strongly segmented): 676, 700;  
 17 Dec.: 700, 675, 700; 1 Jan.:  $\pm$  675, 550, 624.

Conclusion: In this salinity the eggs do not develop at all as far as is to be seen externally. The eggs were swollen.

Summarizing the results we obtain the following:

SALINITY ‰. $\pm$ 10° C.		SALINITY ‰. $\pm$ 16° C.	
$\pm$ 50	In several eggs protozoae appeared not looking sound. The greater part of the eggs died, showing the first few days a distinct shrinkage. The yolk had strange granular structure (see Pl. IV, fig. 5).	$\pm$ 53	Most eggs died, either before or after getting pigmentation spots. Many strongly pigmented eggs become opaque. Perhaps none hatched. The pigmentation looked somewhat abnormal, the eggs shrinking in the beginning. The yolk had a granular structure.
$\pm$ 40	The eggs developed quite normally. In the first few days they showed shrinkage.	$\pm$ 41	The eggs developed quite normally. Some at least showed the first few days a distinct shrinkage.
$\pm$ 36	The eggs developed normally. In the first few days they showed a slight shrinkage.	$\pm$ 36	The eggs developed quite normally. Some showed a temporary shrinkage.
$\pm$ 33	The eggs developed normally and showed in the beginning a temporary shrinkage.	$\pm$ 33.5	The eggs developed normally, some showed a temporary slight shrinkage.
$\pm$ 30	The eggs developed normally.	$\pm$ 30	The eggs developed normally.
$\pm$ 28	The eggs can develop normally.	$\pm$ 28	The eggs developed normally.



SALINITY ‰ ± 10° C.	SALINITY ‰ ± 16° C
± 26 The salinity becomes too low <sup>1)</sup> for a normal development. In a few cases, however, the eggs developed normally.	± 26 The eggs developed normally.
± 20 Most eggs could only develop as far as a stage lying between the appearance of the invagination and that of the eye-pigmentation. (A single egg reached the stage whereby the eye-spots are present).	± 24 The eggs developed normally.
± 15.5 The eggs develop as far as the stage whereby one part contained somewhat more and an other part somewhat less yolk.	± 20 This salinity has an unfavourable influence on a part of the eggs. In some a protozoa appeared. (Apparently this salinity is near the limit).
± 10 No externally visible development took place. The eggs showed a strong internal	± 18 The eggs could hatch protozoae, but they looked temporarily abnormal (an unfavourable influence therefore was noticeable).
	± 15 The eggs did not develop further than a vaguely visible division into one partricher and an other part poorer in yolk. (The cellular structure, which presumably is connected with the formation of the secondary yolk-pyramids <sup>2)</sup> did appear however, more or less.
	± 10.5 No externally visible development took place (perhaps in a single egg invagination

<sup>1)</sup> That the salinity was too low appeared from the yolk acquiring a watery aspect (see Pl. IV, fig. 6).

<sup>2)</sup> The secondary yolk-pyramids become visible after the invagination and are formed by the wandering entoderm cells.

SALINITY ‰ ± 10° C.	SALINITY ‰ ± 16° C.
pressure, as a result of which they were swollen.	occurred). The eggs showed an internal pressure owing to which they were swollen.
± 7 No externally visible development took place. The eggs showed a strong internal pressure, as a result of which they were noticeably swollen.	± 7 No externally visible development took place. The eggs showed an internal pressure, owing to which they were swollen.

The principal result of the rearing experiments stated above are twofold:

The development of the eggs of *Carcinides maenas* is possible in a range of salinities which partially correspond with those in the salter parts of the area of distribution of the adult animals. It further appeared that the salinity-limit for the development of the eggs is dependent on the temperature. As regards the first result we may note here that salinities whereby anything could be stated of an unfavourable influence were for an average temperature of about 10° C., 50.4 ‰ to 40.3 ‰ for the higher and about 25.8 ‰ to 26.0 ‰ or a little higher for the lower salinities. It is very remarkable that the eggs of an animal that as limits for its area of distribution has salinities of about 31 ‰ to about 10 ‰ (see Chapter VIII) still have a normal chance of development in salinities of 40 ‰ and higher; or in other words in a salinity that is at least 5 ‰ higher than the highest salinity to be found in the North Sea. Even in 50 ‰ the development could proceed a good way, yielding a few, though somewhat abnormal, pigmented larvae. Striking is further the relatively high salinity (about 25.8 ‰) whereby the water, at least for a mean temperature of round about 10° C., becomes, apparently, too fresh and whereby the development of the eggs proceeds somewhat abnormally.

This question is all the more interesting because there are indications in literature of the same phenomenon in other Decapod Crustacea, though perhaps not so marked.

HAVINGA (1930), e.g., showed that the development of *Crangon crangon* eggs is tied to certain salinity-ranges, corresponding with the saltiest part of the area of distribution of this shrimp. I was informed by the author that in a salinity of about 12 ‰ to 25 ‰ ovigerous females may occur, but that these eggs cannot develop here. (In my opinion it is excluded that these females migrate to an area with a higher salinity to hatch the eggs there, as HAVINGA (1930, p. 84) writes).

PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) have proved that *Eriocheir sinensis* migrates to saltier water to produce eggs; to this purpose they travel far, showing that also this Decapod in this respect corresponds with *Carcinides*.

WILLIAMSON (1900) and PEARSON (see BALSS, 1927, p. 953) state that ovigerous *Cancer pagurus* chiefly occur in the deepest and therefore saltiest water of its area of distribution (see also MEEK, 1918). (From marking-experiments it appeared that in the winter when most ovigerous females are found, they are some miles further from the coast than in the summer; the difference in depth amounting to more than 10 fathoms).

BALSS (1930) mentions many cases of animals producing eggs in the saltiest part of their area of distribution.

From this appears that what we stated for *Carcinides* is not an isolated instance. For *Carcinides*, however, we saw moreover, that the eggs could still develop normally in a salinity much higher than the saltiest part of the area of distribution of the animal. In how far this also holds good for the species mentioned above is unknown, as experiments are failing here.

The second remarkable fact appearing from the experiments is the following: if we compare the results of the "warm" and "cold" experiments, it appears that the limit of development in high salinities is between 53.1 ‰ and about 41.0 ‰ (mean temperature 16.3° C.) and in low salinities round about 20 ‰ (mean temperature: 15.7 to 17.0° C.). For a mean temperature of about 10° C. the latter is around 26 ‰. It follows that an increase from 10° C. to about 16 to 17° C., so of about 6 to 7° C., reduced the limit of development in low salinities from about 26 ‰ to about 20 ‰. This means a shifting of about 6 ‰ in downward direction, which possibly is even greater for more extreme temperatures. Taking this into account, we may expect the limit of development downwards for a temperature of 4 to 3° C. to be about 32 ‰. This throws a quite different light on the deadly influence of an average monthly temperature of 1.4° C. on the developing *Carcinides*-eggs (see Chapter VII). Possibly in such a case salinity is the primary and the temperature only a secondary factor; or in other words the water of Texel-stroom by its exceedingly low temperature may have become too fresh for the *Carcinides*-eggs. That we found smaller percen-

tages of degenerated eggs in the areas with a higher salinity possibly is to be explained by the undoubtedly somewhat higher temperature of this water compared with the slightly fresher water of Texelstroom (in closer contact with the North Sea water). It is, however, more plausible to assume that the higher salinity and the higher temperature together make the water in these places more suitable for the development of the eggs. (The higher temperature shifted the limit of development towards the fresh water, whereas the higher salinity of the water naturally worked in a favourable sense).

As I stated before, the results of AMEMIYA (1928) induced me not only to examine the influence of salinity on the development of the eggs, but also to investigate how far the temperature played a part. AMEMIYA used oysters for his investigations. The various species he examined occurred in different areas, each having its own salinity. By determining the salinity limits for the developing eggs, he found that there was a correlation between the salinity-range where by the larvae could develop and the area where the adult mollusks occurred in the open. For *Ostrea gigas* he determined the salinity-range for two temperatures and consequently the results on this animal are the most important in connection with my investigations; these results are the following:

Mean temperature 23° - 26° C.	Mean temperature 16° C.
± 8 ‰: minimum salinity.	± 6 ‰: minimum salinity.
9-14 ‰: much too low salinity.	7-11 ‰: much too low salinity.
15-19 ‰: too low salinity.	12-16 ‰: too low salinity.
20-26 ‰: optimum salinity.	17-26 ‰: optimum salinity.
27-30 ‰: too high salinity.	27-29 ‰: too high salinity.
31-35 ‰: much too high salinity.	30-36 ‰: much too high salinity.
± 36 ‰: maximum salinity.	± 37 ‰: maximum salinity.

The difference in temperature for AMEMIYA's two series amounts to 7 to 10° C. and the salinity-range for the higher temperature appears to be about 3 ‰ larger than for the lower temperature. This agrees with the fact that *Ostrea gigas* occurs in the northern part of Japan in fresher water than in the southern part.



If we now compare our data with AMEMIYA's results, we see that for *Carcinides maenas* no expansion of the two limits was found, but only a shifting of the lowest limit. This does not exclude that in this animal the limit can be extended, but as I took the successive gradations towards the higher salinities too far from each other, nothing can be said of the influence of the temperature on the higher limit. So we can only compare the influence of the temperature on the limit of development of the animals on the fresh water side. If we do so, it appears that AMEMIYA found for *Ostrea gigas* the limit of development to be for  $16^{\circ}\text{C}$ .  $2\text{‰}$  fresher than for  $23$  to  $26^{\circ}\text{C}$ . My experiments showed that the limit of development for *Carcinides maenas* eggs by about  $16^{\circ}\text{C}$ . is  $6$  to  $7\text{‰}$  fresher than by about  $10^{\circ}\text{C}$ . The results of the two experiments are therefore contrary. These are no accidental results and there must be an explanation. Perhaps this may be found in one of the two following possibilities.

a. It is quite possible that *Carcinides maenas* and *Ostrea gigas* eggs have their widest salinity-range for the same temperature that is, e.g., for about  $16^{\circ}\text{C}$ . If this would be the case as the temperature rises we shall find for higher than  $16^{\circ}\text{C}$ . a narrowing of the salinity-limits (case *Ostrea gigas*); but also, as the temperature falls, a narrowing below  $16^{\circ}\text{C}$ . will occur (case *Carcinides maenas*). In this connection it would be very interesting to determine the salinity-limits for *Ostrea gigas* by  $10^{\circ}\text{C}$ . and for *Carcinides maenas* by about  $23^{\circ}\text{C}$ . and to compare them with those by  $16^{\circ}\text{C}$ . The results then should be just the opposite of what was found.

b. There is, however, also a possibility that the animals owing to the quite different habitat behave differently; so that, in other words for one a fall in temperature must be accompanied by a higher, and for the other by a lower salinity. (This, too, should have to be proved by experiments).

If we bring the above results on *Carcinides maenas* in connection with the periods of reproduction of this animal (see Chapter II and VII) we see the following.

We saw that *Carcinides maenas* has two periods of production of eggs, one from the beginning of November to about half December and the other in the summer months (the second period is not so well pronounced as the first). From the experiments results that *Carcinides*-eggs can only develop normally at a mean temperature of about  $10^{\circ}\text{C}$ . in salinities not lower than about  $26\text{‰}$ .

For a mean temperature of 16 to 17° C. this limit is approximately 20 ‰. From November to medio December (that is during the first period of reproduction) the temperature of the water which reached its maximum in August (that is for the Marsdiep 17°.4 C.)<sup>1</sup> has severely fallen (for the Marsdiep lower than 8°.5 C.). The greater part of the crabs from the Waddenzee during the summer months, will migrate to warmer and salter water (see also BOHN, 1902) as a reaction against the still falling temperature (and perhaps owing to this still falling salinity, see p. 349). Therefore it is quite possible that most animals have reached the salter outskirts of the Waddenzee between the end of November and early December. They do not migrate far outside the fairways (as was established for the fairway of den Helder), there being, apparently, a factor preventing them from doing so. It is of great importance for the animals that in the very time when the temperature of the water has become relatively low the females which produce eggs (60 to 70 %) remain in this salter water. If these females also during the winter were to stay in the water with comparatively low salinity in which they lived in summer the development of the eggs would fail owing to the unfavourable circumstances arisen by the combination of low salinity and low temperature. In the low temperature the eggs need the whole winter and a part of the spring to develop, so that they hatch about May (the time depending on the severity of the preceding winter). Nothing can be said for certain about the period when at least a part of the *Carcinides* live again in fresher water, but it is probable that this happens in the course of the spring.

The movements of the crabs can be due to one of two causes:

1. The migration may be direct, resulting in the greater part of the crabs migrating to inland waters when the water becomes warmer. They then occupy another habitat, their density remaining about the same.

2. The migration is indirect, it takes place accidentally. The "winter-limit" towards the fresh water no longer existing, this will not stop the crabs when roaming about. In this case the crabs do not migrate to another habitat, but simply extend their habitat at the cost of their density.

With which of the two possibilities we have to do here, can not be said at once, though I am inclined to prefer the last, the number of crabs in the Texelstroom perhaps being smaller in the summer months, but still fairly large.

---

<sup>1</sup>) This average, as the following average temperatures of the Marsdiep water, is for the years 1874 to 1918 inclusive (see REDEKE, 1918).

The temperature of the water is then rising (the mean temperature in April for the water in the Marsdiep is  $7^{\circ}.4$  C., for May  $11^{\circ}$  C., and for June  $15^{\circ}$  C.), therefore also lower salinities than those of the water in the winter quarters are suitable for the development of the eggs. When the second period of the production of eggs approaches, the temperature of the surrounding water has risen so much that also the salinity of the fresher areas of the Waddenzee do not form an obstacle for the development of the eggs of *C. maenas*.

From the above it clearly appears how harmoniously the life cycle of *Carcinides maenas* is adapted to its surroundings.

In connection with the results obtained for *Carcinides maenas*, it is of importance that Havinga in zone II (see HAVINGA, 1930) with a salinity really too fresh for the multiplication of *Crangon crangon* only found animals with ripe eggs in the summer months (from April). In my opinion this implies that in a salinity characteristic for zone II, shrimp-eggs can only develop when the temperature is relatively high. It would be interesting to investigate whether also for shrimp-eggs there is a negative correlation between salinity and temperature. From the data in the literature on other Decapoda (cf. especially BALSS, 1930, see also FLATTLEY and WALTON 1922, p. 174) it appears that the production of eggs, which as we have seen occurs in the saltiest part of the area of distribution, takes place in the cold period of the year, indicating that in many species there is a negative correlation between temperature and salinity.

In connection with the above also SCHMANKEWITSCH's (1877) investigations are of importance. He proved that the euryhaline *Daphnia rectirostris* lives at a higher temperature than the salt water form. He could only rear the salt-water form in fresh water when he raised the temperature. Also for *Artemia* he could state a correlation between temperature and salinity. If *Artemia* from higher salinities were transferred to water of lower salinities the animals showed abnormalities, finally resulting into death. If, however, he raised the temperature in time, the animals recovered. For the fresh water *Artemia* the reverse happened. He thinks the cause is that fresh water dissolves less oxygen than salt water. — In my opinion that is not correct, as it is not quite the quantity of oxygen, but the tension of oxygen, which in both cases remains the same, that plays a part. However it may be, SCHMANKEWITSCH perhaps was the first to draw the attention, and very demonstratively, to the close correlation between salinity and temperature.

Although the rearing experiments in different salinities gave interesting results they did not furnish an explanation for the sharp limit of distribution of *Carcinides maenas* in nature. The possibility that the differences in salinity would influence the time of development, moreover, had to be taken into account, and, with this in mind, the data of the Table XVII were compiled.

TABLE XVII

Mean salinity	Mean temperature	Number of days	Mean salinity	Mean temperature	Number of days
41 $\frac{0}{\infty}$	16°.3 C.	32	23.8 $\frac{0}{\infty}$	15°.9 C.	$\pm 32^1$
41.2	16.3	$\pm 32^1$	19.8	15.7	$\pm 33$
35.8	16.5	29	18.2	15.6	$\pm 33$
35.8	16.5	$\pm 30^1$			
33.4	16.3	31	50.4	9.7	$\pm 95^1$
33.4	16.3	31	40.0	10.0	80-82
30.3	16.3	29	36.0	10.2	73-76
30.3	16.3	$\pm 29^1$	35.9	10.1	80
28.2	16.3	$\pm 30^1$	32.8	10.3	76
28.3	16.3	$\pm 29$	32.8	10.3	$\pm 75^1$
25.8	16.3	32	29.9	9.9	$\pm 81^1$
25.8	16.3	32	29.9	10.0	$\pm 78^1$
23.8	15.9	$\pm 33$	28.3	9.6	96 $^2$ )

$^1$ ) may differ one day.  $^2$ ) may be smaller.

The data of Table XVII show that differences in salinity do not accelerate or retard development, but that in unfavourable salinities the development proceeds normally to a certain stage only. This is remarkable because it is the reverse of what AMEMIYA found in his experiments with *Ostrea gigas*. From Table XVII also appears that the development of *C. maenas* eggs by a mean temperature of about 16° C. proceeds twice to three times as quickly as by about 10° C.

HAVINGA (1930, p. 65) found that in *Crangon crangon* eggs at a 10° higher temperature the development proceeds twice as quickly, which agrees with what is known for *Homarus gammarus* eggs.

The increase in size of the eggs in the rearing experiments during their development from the strongly segmented stage to the strongly pigmented stage, in the more or less favourable salinities, amounted to:

Cold series			Warm series		
Salinity	Animal	Growth	Salinity	Animal	Growth
50 $\frac{0}{\infty}$	I	28 %	53 $\frac{0}{\infty}$	II	7 %
40 $\frac{0}{\infty}$	I	23 %	41 $\frac{0}{\infty}$	I	49 %
	II	49 %	36 $\frac{0}{\infty}$	I	$\pm 40$ %
36 $\frac{1}{2}$ $\frac{0}{\infty}$	I	33 %		II	38 %
33 $\frac{0}{\infty}$	I	49 %	33 $\frac{1}{2}$ $\frac{0}{\infty}$	I	41 %
	II	41 %	30 $\frac{0}{\infty}$	I	44 %
30 $\frac{0}{\infty}$	I	50 %	26 $\frac{0}{\infty}$	II	50 %
	II	48 %			
26 $\frac{0}{\infty}$	I	71 %			



Roughly we may say that the eggs increase by 40-50 % of their original size during their development. <sup>1)</sup>

As in the rearing experiments many animals died we tried to find whether this was caused by detrimental salinity. The data are arranged in table XVIII.

TABLE XVIII  
*Animals that died during the experiment*

Mean salinity	Mean temperature	Number of days before crab died	Remarks
26.0 ‰	9°.4 C.	26	
20.3	10.0	10	
20.2	11.3	41	
20.2	11.3	43	
19.8	9.0	60	
10.4	11.6	35	
10.3	12.2	23	
7.0	12.3	48	
7.1	11.7	31	
53.2 <sup>1)</sup>	16.2	51	
40.9	16.2	19	
30.2	16.3	53	
30.2	15.7	± 44	
28.2	16.2	± 51	
28.1	16.2	60	
28.1	15.9	114	1 animal to be transferred to ± 7 ‰, died within 8 hours in ± 10.0 ‰.
26.1	16.0	16	
25.8	16.0	71	
20.0	16.0	54	
20.0	16.0	94	1 animal being gradually transferred from S.
20.0	15.8	81	23-24 ‰ to ± 53 ‰,
10.4	15.9	± 67	died in ± 5 days.
10.3	15.9	82	
7.6	15.5	70	
7.0	15.7	13	

<sup>1)</sup>The extremes in salinity were in this case 55.6 to 50.5 ‰.

<sup>1)</sup> MAYER (1877) remarks that according to RATHKE the eggs of *Crangon* and *Palaemon* during development increased by more than 50 % in size. The increase in size of *Pagurus* eggs amounted to 77 % of their original size. HAVINGA (1930) states that the developing eggs of *Crangon crangon* increase by about 60 % in length (he apparently only measured the length of the eggs, whereas, in my opinion, the product of length and breadth is a better standard).

The table shows that eighteen animals died in the warm series against nine in the cold one. The greater mortality in the warm series may be explained by the more intensive metabolism at a higher temperature, as a result of which defaults of the habitat have a more severe influence. In the cold series all deaths occur (one case excepted) between 20 and 7 ‰ only one animal died in 26 ‰. In the warm series the deaths appear to be more or less distributed over all salinities. After what we learned of the distribution of *Carcinides maenas* in the

TABLE XIX

*Animals kept in water of different salinity and very low temperature*

Number of days during which the animal lived	Salinity ‰	Mean temperature ° C.	Lowest temperature ° C.	Highest temperature ° C.	Number of temperature readings	Remarks
13.5	6.9	0.6	-0.1	1.5	67	the animal lacked three pereopods and from the others a few joints had disappeared.
14.5	6.9	0.6	-0.1	1.5	61	
± 29	15.2	0.6	0.0	1.7	115	
31	15.2	0.6	0.0	1.7	123	
More than 35.5	19.9	0.9	0.5	2.5	135	
„ „ 35.5	19.9	0.9	0.5	2.5	135	
16.5	31.9	0.8	-0.1	2.0	61	
± 58.5	31.9	0.7	-0.1	2.0	223	
More than 35	31.9	0.8	0.4	2.9	136	

neighbourhood of Den Helder we should expect most deaths to occur in the lower salinities, which was not the case. Here, too, it proves to be difficult to draw conclusions in how far the animals prefer a certain salinity.<sup>1)</sup> Only the deaths in the cold series may point to it that by a lower temperature salinities of 20 to 7 ‰ are less favourable for the adult animals (in water of 15 ‰, however, not a single specimen died; perhaps individual differences may play a rôle).

<sup>1)</sup> That *Carcinides maenas* can live for some months in salinities very high for this animal again proves the great adaptability of this species and therefore it is the more remarkable that in nature the limit of distribution is more restricted than we would expect from the experiments.

So the results of Table XVIII seem to indicate that also adult animals show a correlation between temperature and salinity, in so far that at the lower temperatures the low salinities are strongly detrimental. To obtain more proof for the above supposition, I provided a few basins with water of a rather low salinity with an ice-mantle. The data of the animals in these basins are recorded in Table XIX.

When we compare Table XIX with the first part of Table XVIII, it appears that *Carcinides maenas* in a salinity of about 7 ‰ and a temperature of 0°.6 C. dies in fourteen days on an average. At a temperature of about 12° C. the animals die in the same salinity in forty days on an average. In water of about 15 ‰ the animals die at a temperature of 0°.6 C. in about thirty days on an average. At a temperature of 9°.7 C. no deaths occur.

Summarizing all data obtained in the experiments we see that:

I. The salinity-range in which *Carcinides* eggs can develop normally in comparison with its area of distribution is shifted appreciable in the direction of the salt water.

II. The limits for the development of the *Carcinides* eggs are not only determined by the salinity, but by salinity and temperature together.

III. In *Carcinides* eggs an unfavourable salinity does not in the first place bring about a slower development, but causes the egg to become abnormal and to develop only as far as a certain stage. The time of development, therefore, in the various salinities in which development was still possible did not differ.

IV. It is highly probable that the correlation stated in II between salinity and temperature, also holds good for adult crabs.

V. In the literature there are statements which indicate that what has been stated under I for *Carcinides maenas*, probably is typical for many Decapod Crustacea. Moreover it is probable that the cooperation of temperature and salinity, as summarized in II and IV for *C. maenas*, will prove to hold good for many species. Further investigations in this direction might indicate that the salinity as such is not sufficient to explain the distribution of various species in areas such as the Waddenzee, but that the cooperation of salinity and temperature is an important factor.

As already remarked before, the experiments with *Carcinides maenas* did not answer the purpose with which they were begun. By the fact that the eggs of this species showed a much greater salttolerance than the adult animals these could not be used to explain the marked limit at 31 ‰, which was found for adult animals in the wild. The question, therefore, remains unsolved and, moreover, it is possible that the limit is caused by differences in the ion-complexes in regions where salter and fresher water mix.<sup>1)</sup>

## X

### THE MOULT AND THE MONTHS OF THE YEAR IN WHICH THIS OCCURS

For *Carcinides maenas* moulting is not only the period in which the animal can increase in size, but it is at the same time the period in which the female can copulate. So the moult has a double significance for the animal.

The very first clearly visible indication showing that an animal



Fig. 5. *Carcinides maenas*, ventral surface with pleural groove (a). b. proximal parts of pereiopods. Natural size.



Fig. 6. *Carcinides maenas*, moulting. a. the furrow between notum and pleuron. Natural size.

<sup>1)</sup> From the experiments clearly resulted that at least the development of the eggs does not depend on a special proportion of ions, different from that in sea water, for otherwise the rearing experiments would have failed altogether, as for these practically pure sea water was used.



is going to moult shortly, is the formation of absorption lines in the skeleton on the side of the meropodite of the chelipeds opposite the carapace, by which, as it were, a little shield is loosening itself. After some time a rupture is seen to occur between notum and pleuron in the form of a clearly visible pleural ridge (see fig. 5 and 6)<sup>1)</sup>.

From here the rupture continues to increase towards the back, finally to reach the part between carapace and abdomen. In this stage the carapace is only attached anteriorly. As the soft animal is going to swell, possibly by water absorption (WITTEN, 1903) the carapace is lifted from the back, owing to which the pleural groove is torn somewhat further to the front. The place where it is still attached anteriorly works as a hinge. Now the animal begins to withdraw its soft parts from the shell to escape finally in backward direction (see fig. 7 and 8).

Twice I could accurately observe the moult of *Carcinides*

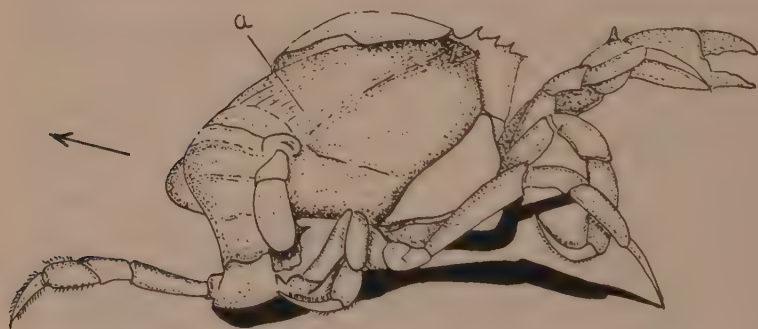


Fig. 7. *Carcinides maenas*, moulting. a. the soft animal. Natural size.

<sup>1)</sup> According to CHURCHILL (1917-1918) in *Callinectes sapidus* the first rent is shown on the line between carapace and abdomen. BALSS (1927) does not indicate the exact spot. VITZOU (1882) describes the moult of *Carcinides maenas* and *Cancer pagurus* and says that the first rupture occurs in the pleural ridge. WILLIAMSON (1900) mentions the same for *Cancer pagurus*. PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) describe the phenomenon in *Eriocheir sinensis*, indicating that the pleural ridge as well as the "Gelenkhaut" between abdomen and carapace split. They do not mention the order in which this takes place. For *Carcinides maenas* I could many times ascertain that a part of the pleural ridge showed a widening without the connection between carapace and abdomen being broken. It would not surprise me, if in many Brachyura this appeared to be the rule.

*maenas*. In the first case the time between the stage illustrated in fig. 6 and the moment that the animal was quite free from its old shell was about three hours and sixteen minutes, in the second case about one hour and fifty seven minutes. I received the animals in the stage with a torn pleural ridge, so that I do not know for how long they had been in this stage. Six animals showing a

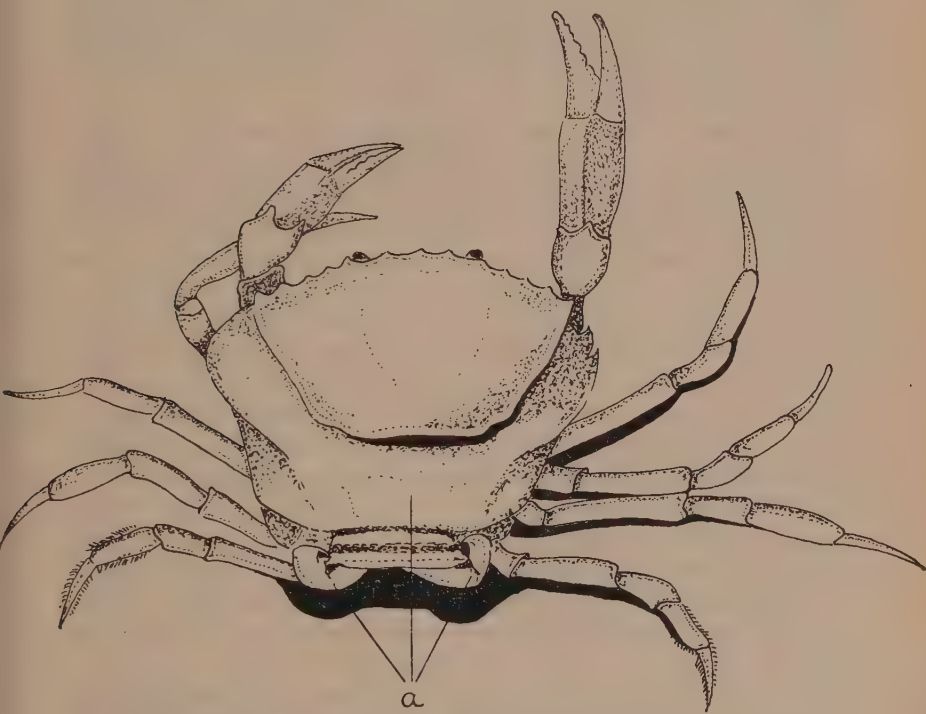


Fig. 8. *Carcinides maenas*, moulting. a. the soft animal. Natural size.

distinct fissure in the pleural ridge I placed in a aquarium on October 18th; when I examined them about eight and a half hour later, four of them appeared to have moulted.

VITZOU (1882) says that *Carcinides maenas* moults in twenty to thirty minutes. CHURCHILL (1917-1918) states that the moult proper of *Callinectes sapidus* takes about fifteen minutes. HAY (1904) observed that, if this crab was disturbed during the moult, the process could take three to four times the usual time. ROBERTS (1904) gives detailed data about the moult of the

same species. The following periods of time elapse according to him during a warm period of the year between the various stages:

- a. First indications of the moult to old shell begins to split = 2 to 4 days.
- b. The old shell begins to split to new skin is visible = one water tide.
- c. New skin is visible to soft crab = one water tide.

After a few hours the new shell begins to harden and after three days the process of hardening is completed. PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1930) say that the moult proper for *Eriocheir sinensis* takes a quarter to half an hour. BATE (1880) says that the moult of *Astacus astacus* takes about ten minutes. That of *Leander longirostris* M. Edw. does not take more than half a minute according to GURNEY (1923). HERRICK (1896) mentions a case of *Homarus gammarus* casting its shell in six minutes.

The moult is not without great dangers. In captivity it often occurs that the moult is not successful and that the animal dies. Moreover it often happens that limbs are lost. During the period immediately after the moult when the animal is quite soft and weak, it is exposed to the danger of being eaten by others of the same species or other animals. This I often experienced when rearing young *Carcinides* to examine their growth; but too often the newly moulted animal was devoured by others of the species.

As in connection with growth and copulation I wanted to know how many times a year *Carcinides maenas* moults and in what periods of the year this takes place, I recorded the number of soft animals of the catches obtained from the fishermen. I kept separate records of males and females to examine if, or if not, the moult of the two sexes falls in the same period of the year. To get a clear idea about these questions it was in the first place important to know how long it would take new-moulted animals to harden.

Of two adult *Carcinides maenas* specimens I kept in captivity from the end of November to early December one needed about sixteen days to harden and the other was not yet hard in thirteen days. Though I did not determine the temperature of the basin, this certainly was between 11 – 12° C. Moreover I obtained the following data on animals which I kept in captivity for a long period:

Measure of the animal = 1.7 cm; hard in 3–4 days; mean temperature = 16° C. Measure of the animal = 2.7 cm; hard in about 4 days; mean temperature = 18° C. Measure of the animal = 5.6 cm; hard in about 5 days; mean temperature = 21° C.

Though these data are scanty they indicate that both the

temperature and the size of the animal influence the period of the process of hardening, which was to be expected.<sup>1)</sup>

VITZOU (1882) remarked that *Carcinides maenas* was entirely hard in seventy-two to eighty hours.

As a comparison with the above the following may serve: ROBERTS (1904) found, as was stated before, that new-moulted *Callinectes sapidus* was hard in three days in the warm season. CHURCHILL (1917-1918) states two days. For *Cancer pagurus*, according to WILLIAMSON, the hardening takes at least three months. PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) state for *Eriocheir sinensis* in captivity that a few days is the rule, but that sometimes the animals are hard not until one or two weeks later (perhaps the water had got in these cases too low a pH). *Homarus americanus* takes, according to HERRICK (1891), six to eight weeks, whereas EHRENBAUM (1896) states for *Homarus gammarus* three to four weeks. SALTER, 1860 states one to two weeks for *Astacus astacus* the data are somewhat diverging: according to BATE (1880) eight hours, according to RÉAUMUR two to three days and according to CHANTRAN (1870) twenty-four hours.

The various processes occurring during the hardening of the new shell are to some length known by the work of IRVINE and WOODHEAD (1888-1889) and VITZOU (1882).

The data regarding the percentage of moulted animals in the catches for the years 1934 and 1935 have been combined in the Tables XX, XXI, XXII and XXIII. Only those animals were considered to belong to the new-moulted ones that had an easy compressable carapace. Moreover from 17th October 1934 also those animals were classified in this category that showed a rent in the pleural ridge (their number, however, was very small, which is perhaps due to the short time the animals are in this stage). Animals bearing a *Sacculina* or showing a scar caused by this parasite, were not brought under this head.

From the tables which are based on 10173 males and 9562 females it appears that for the males as well as for the females a well marked main moulting period may be distinguished. If we consider the data of Table XXIII for the year 1935 (because these are the most complete) the main moulting period of the females appears to be during the months of July, August and

---

<sup>1)</sup> When studying the process of hardening on captive crabs we must take care that the pH of the water remains normal (about 8.2). It appeared to me that about four soft crabs put together in an aquarium of rather small dimensions with a good air circulation and bottom covered with shells reduced the pH of the water within a few days to about 6 and about 6.5 (determination by means of the Universal Indicator), owing to which the hardening process was impeded.



September. At the same time we see that the period for the males falls in the months of May and June. The Tables for each separate area and also the data for the year 1934 point in this direction. Only the year 1935 in Table XXII, apparently, forms an exception. The number of crabs is, however, in this case decidedly too small. The main moulting period of the female *Carcinides maenas*, therefore, does not coincide with that of the males, but falls later and perhaps this may be brought in connection with the period of copulation, for, as has been observed before, the females are only suitable for copulation in a newly-moulted condition. It is of great importance that the males are not moulting at that period. We may expect that in the Decapoda or

TABLE XX  
*Reede van Texel*

TABLE XXI  
*Harbour and Balgzand*

Date	Females just cast or going to cast percentage	Females just cast or going to cast number	Females number	Males just cast or going to cast percentage	Males just cast or going to cast number	Males number	Number of catches	Date	Females just cast or going to cast percentage	Females just cast or going to cast number	Females number	Males just cast or going to cast percentage	Males just cast or going to cast number	Males number
2-'34	0	0	282	0	0	75	3	2-'34	0	0	15	0	0	3
3	0	0	616	0	0	227	9	3	0	0	12	0	0	12
4	0	0	135	0	0	202	6	4	0	0	71	0	0	222
5	0	0	61	10.7	16	149	2	5	0	0	19	0	0	66
6	0	0	30	41.5	27	65	1	6	3.7	4	109	11.8	16	136
7	-	-	-	-	-	-	-	7	7.5	22	294	5.5	18	328
8	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-
9	3.8	12	318	6.9	31	447	9	9	-	-	-	-	-	-
10	1.6	3	184	19.8	37	187	2	10	2.0	24	1224	6.0	72	1208
11	0.1	1	962	7.9	46	585	6	11	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-
1-'35	0.2	1	649	0.8	4	526	21	1-'35	0	0	166	0.4	2	495
2	0	0	162	0	0	174	9	2	0	0	5	0	0	30
3	0	0	130	0	0	205	9	3	0	0	13	2.6	1	38
4	0	0	65	1.4	2	148	8	4	0	0	9	0	0	61
5	1.9	7	361	46.9	251	535	4	5	0	0	67	48.9	46	94
6	5.2	38	725	36.5	426	1166	7	6	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-	7	13.6	33	243	17.2	65	378
8	22.2	26	117	7.9	11	139	10	8	4.1	2	49	1.4	1	72
9	26	27	104	10.6	18	170	4	9	18.1	102	565	1.4	8	568
10	1.9	22	1132	13.5	52	386	5	10	6	27	450	10.3	24	233
11	0.2	2	942	4.9	16	327	3	11	-	-	-	-	-	-

TABLE XXII  
*Beyond the fairway*TABLE XXIII  
*All three areas taken together*

	Females just east of going to east percentage	Females just east of going to east number	Females number	Males just east of going to east percentage	Males just east of going to east number	Males number	Number of catches	Date	Females just east of going to east percentage	Females just east of going to east number	Females number	Males just east of going to east percentage	Males just east of going to east number	Males number	Number of catches
34	0	0	16	0	0	18	1	2-'34	0	0	313	0	0	46	6
	0	0	253	0	0	213	26	3	0	0	881	0	0	452	37
	0	0	45	0	0	17	5	4	0	0	251	0	0	441	12
	0	0	1	0	0	2	1	5	0	0	81	7.4	16	217	4
	5.9	2	34	19	4	21	9	6	3.5	6	173	21.2	47	222	12
	7.4	2	27	0	0	19	5	7	7.5	24	321	5.2	18	347	8
	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—
	17.6	3	17	2.6	1	39	7	9	4.5	15	335	6.6	32	486	16
	0	0	16	0	0	18	4	10	1.9	27	1424	7.7	109	1413	12
	0	0	51	0	0	16	5	11	0.1	1	1013	7.7	46	601	11
	—	—	—	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—
35	0	0	6	0	0	13	3	1-'35	0.1	1	821	0.6	6	1034	33
	0	0	11	0	0	12	6	2	0	0	178	0	0	216	16
	0	0	53	0	0	67	15	3	0	0	196	0.3	1	310	25
	0	0	2	0	0	1	4	4	0	0	76	1.0	2	210	13
	0	0	2	0	0	4	4	5	1.6	7	430	46.9	297	633	9
	—	—	—	—	—	—	—	6	5.2	38	725	36.5	426	1166	7
	33.3	4	12	0	0	18	3	7	14.5	37	255	16.4	65	396	5
	36.7	11	30	2.6	1	38	2	8	19.9	39	196	5.2	13	294	14
	—	—	—	—	—	—	—	9	19.3	129	669	3.5	26	738	7
	—	—	—	—	—	—	—	10	3.1	49	1582	12.3	76	614	6
	—	—	—	—	—	—	—	11	0.2	2	942	4.9	16	327	3
Total number 9562															t. n. 10173

at least in those species in which the females only copulate in newly-moulted condition as a rule the moulting periods of the males and females do not coincide. Unfortunately little is known about this question and the data available are in many cases far from complete.

WILLIAMSON (1900) publishes a great number of data on *Cancer pagurus* from which interesting conclusions could be drawn if not in a great part of his tables he used data for various years promiscuously. Therefore only a small amount of his data can be used and principally those for 1899. These follow now, whereby I calculated the percentages of soft males and females.

Date	Number of males	Number of females	Number of males	Number of females	Percent- age soft males	Percent- age soft females
Jan.	61	77	15	9	19.7	10.5
Feb.	74	56	4	3	5.1	5.1
Mar.	158	101	0	0	0.0	0.0
Apr.	245	260	0	0	0.0	0.0
May	106	95	0	0	0.0	0.0
Jun.	131	85	0	0	0.0	0.0
Jul.	124	117	5	8	3.9	6.4
Aug.	45	82	3	12	6.3	12.8
Sep.	77	105	235	144	75.3	57.8
Oct.	369	264	220	127	37.4	32.5
Nov.	177	106	178	104	50.1	49.5
Dec.	282	314	66	60	19.0	16.0

From this we learn that in *Cancer pagurus* apparently the moulting periods of the males and females coincide. In connection with the facts known for *Carcinides maenas* this is the more remarkable, especially because soft *Cancer pagurus* needs some months to harden. We could therefore expect the moulting periods for females and males to be even farther apart than is the case for *Carcinides maenas*. Perhaps in this connection it may be of importance that WILLIAMSON was able to show that soft *Cancer pagurus* males could also copulate.<sup>1)</sup>

CHURCHILL's (1917-1918, Table on p. 110) data, based on 3898 males and females of *Callinectes sapidus*, show that the moulting period for males falls in May and for females in July and August. CHURCHILL himself does not believe in earlier moult of the males and he tries to find an other explanation for his results. Though *Callinectes sapidus* forms an exception to the rule in so far as the female after having become sexually mature (after the moult in its third year) presumably does not moult any more and therefore copulates only once in its life, it is not impossible that the case runs parallel to that of *Carcinides maenas*. Further investigations will have to throw more light on it.

HERRICK's (1896) data on the moult of *Homarus americanus* are too incomplete to give an insight into the moulting periods for males and females. This is to be regretted, the more so, because, as was stated before (Chapter II), in this species the females copulate in a hard condition and it would, therefore, be all the more interesting in connection with what is observed for *Carcinides maenas*, to compare the moulting periods for the males and females of this animal with each other.

When considering the tables on the data regarding *C. maenas*, it further strikes us that the percentage of newly moulted animals

<sup>1)</sup> WILLIAMSON remarks that CANO, has said that copulation of Decapoda in general is always preceded by a moult, whereby first the male and then the female moults.

even in the months of the optimum is so low. Especially this is true for the females. Perhaps this is due to the quick hardening of the animals. Because only the still soft animals are brought under the group newly-moulted animals, those which moulted a week or longer before were not taken into account, even though in most cases they could be recognised by their lighter colour. <sup>1)</sup> The percentage of newly-moulted males in the months of the optimum is, compared with that of the females, higher. In my opinion this points to the males being more regular as regards their time of moulting than the females, which is understandable. The period when a female moults, may be in some connection with the period in which it produced eggs and this period is not the same for each animal, which is especially true for animals that produced eggs in the summer (see Chapter II and VII). The males, on the other hand, practically do not show any periodicity in the function of their sexual organs (see Chapter II).

Summarizing the above, we may safely conclude that *Carcinides maenas*, as soon as it has become sexually mature, moults only once a year, which holds good for males as well as for females. <sup>2)</sup> We could further state that the main moulting-period of the males preceeds that of the females by two months. Moreover the fact that males moult earlier than females may be of importance in connection with the active part of the males in copulation.

## XI

### DETERMINATION OF THE AGE

The material of *Carcinides maenas* obtained from the fishermen furnished me the data to distinguish by measure the various generations, so that I could try to obtain conclusions regarding the age at which the females produce eggs and regarding the age of the crabs.

<sup>1)</sup> It is, however, also possible, that the newly-moulted and soft animals look more for protection under stones, etc., than hard animals and that, therefore, they are less easily caught than the latter. This, in connection with the above, would bring the percentage even more down.

<sup>2)</sup> The variation in abdominal-breadth between male crabs from Plymouth in June and in October, as stated by HUXLEY and RICHARDS (1931), therefore, can be caused by the difference in season only in the case of the immature specimens, moulting repeatedly in a rather short time.



In the Brachyura which are examined in this respect the increase in size takes place at once after the moult proper, i.e., a short time after the animal has cast its old skin it has already increased in size. During the process of hardening of the new skin the animal hardly grows (see for *Cancer pagurus* WITTEN, 1903; for *Eriocheir sinensis* PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK, 1933; for *Hemigrapsus* and *Pachygrapsus* OLMSTED and BAUMBERGER, 1923; for *Callinectes sapidus* CHURCHILL, 1917-1918; and for *Carcinides maenas* VITZOU, 1882).

For some Macrura, e.g., *Homarus americanus* and *Astacus astacus* (cf. HERRICK, 1896 and PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK, 1933) this apparently does not hold good, whereas WILLIAMSON (1900) contrary to WITTEN thinks that also *Cancer pagurus* still grows during the hardening (see also MEEK, 1918). The increase in size of the animals during the moult is subject to relatively large variations.

In *Cancer pagurus* the growth generally amounts to about  $1/3$  to about  $1/4$  of the original size (WILLIAMSON, 1900 and 1904). CHURCHILL (1917-1918) found for *Callinectes sapidus*  $1/3$  to  $1/4$  and PETERS, PANNING and SCHNAKENBECK (1933) for *Eriocheir sinensis*  $1/4$  to  $1/16$  of the original size. WILLIAMSON (1903) based his data on growth of *Carcinides maenas* (an increase in size of  $2/3$  to  $1/15$ ) on the rearing experiments of WADDINGTON and BROOK. HADLEY (1906) found that the increase in size for *Homarus americanus* for the first seventeen stages (covering two years and three months) amounted to 18 % after each moult. From this stage the increase in size regularly decreased and became 9 % for animals of 30 cm. HERRICK (1896), however, found no difference in the increase in size between older and younger animals and found for both about 12 to 13 %. His data are in inexplicable contradiction to HADLEY's.

It is this great variation in growth that makes it so difficult to distinguish by measurements the various generations of adult Crustacea. Only numerous data may give a result, moreover than it is important to know how often the animals moult per year and the increase in size experienced by each generation after the moult.

In the foregoing chapter (see also Chapter II) it has been shown that *Carcinides maenas*, as soon as it has reached a size of about 30 mm, only moults once a year. This contradicts WILLIAMSON's (1903) statements, who from WADDINGTON and BROOK's data concluded that the animals moult 8 to 11 times in their first year. In their first and second year together they moult 14 to 17 times and during three years of their lifetime together 16 to 18 times. Perhaps the animals in captivity were kept at a rather high temperature which might explain a repeated moulting of the second year animals.

At what age does *Carcinides maenas* reach a size of 30 mm? From the various data about the rapidity of growth of young crabs in

TABLE XXIV

*Growth of female crabs of different size in millimetres*<sup>1)</sup>

(The numbers between brackets indicate the increase in size).

1	2	3	4	5	6	7	8	9
2.5 (0.5)	—	—	—	—	—	—	—	—
3 (0.8)	—	—	—	—	—	—	—	—
3.8 (1.2)	—	—	—	—	—	—	—	—
5 (1)	—	—	—	—	—	—	5.3 (1.4)	—
6 (1.5)	6.5 (1.8)	—	—	6 (1.5)	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	6.7 (1.9)	—
7.5 (2)	—	—	—	7.5 (2.5)	—	—	—	7.3 (2.3)
—	8.3 (1.2)	—	—	—	—	—	8.6 (3)	—
9.5 (3.3)	9.5 (2.5)	—	—	10 (4)	—	—	—	9.6 (2.9)
—	12 (3)	—	—	—	—	—	11.6	—
12.8 (2.7)	—	—	—	—	—	—	—	12.5
—	—	—	—	14 (5.5)	—	—	—	—
15.5 (4.3)	15 (4)	—	16 (6)	—	—	—	—	—
19.8 (5.7)	19 (4.8)	—	—	19.5 (7)	—	—	—	—
—	—	—	22 (6)	—	—	—	—	—
—	23.8 (5.2)	—	—	—	—	—	—	—
25.5 (6.5)	—	26 (9)	—	26.5	—	—	—	—
—	29 (7)	—	28	—	29.7 (6.7)	—	—	—
32 (7)	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	35 (7)	—	—	—	34.7 (7.4)	—	—
—	36 (12.5)	—	—	—	36.4	—	—	—
39 (9)	—	42	—	—	—	42.1	—	—
48 (7)	48.5 (6.5)	—	—	—	—	—	—	—
55	55	—	—	—	—	—	—	—

<sup>1)</sup> The numbers 1-5 are taken from the data of WADDINGTON and BROOK. The numbers 6-9 are data which I collected myself.

the warm months of the year (see p. 379), I think I may say that the greater part of the animals which were hatched in spring from winter eggs were about 30 mm in size when entering upon their first winter (see also ORTON, 1913, 1936). The larvae developed from summer eggs will, however, be a good deal below this size when the winter sets in. In the spring following this winter these animals will soon begin to moult again <sup>1)</sup>, contrary

<sup>1)</sup> From the end of April till early May 1936 I found in the mud, i.e., in the tidal-zone, many skins of newly-moulted animals washed ashore. The carapace breadth varied between a few millimetres and about 2 centimetres.

Growth of male crabs of different size in mill

1	2	3	4	5	6	7	
1.2 (0.4)	—	—	—	—	—	—	
1.6 (0.3)	—	—	—	—	—	—	
1.9 (0.6)	—	—	—	2 (1)	—	—	
2.5 (0.8)	—	2.5 (0.5)	—	—	—	—	
—	—	3 (0.5)	—	3 (1)	—	—	
3.3 (1)	—	3.5 (0.5)	—	—	—	—	
4.3 (1.5)	—	4 (0.8)	—	4 (0.5)	—	—	
—	—	—	—	4.5 (0.5)	—	—	
—	4.8 (1)	4.8 (1.5)	—	5 (1)	—	—	
5.8 (1.7)	5.8 (1.2)	—	—	6 (0.5)	—	—	
—	—	6.3 (1.2)	—	6.5 (3)	—	—	
—	7 (2.3)	—	—	—	—	—	
7.5 (2.5)	—	7.5 (0.5)	—	—	—	—	
—	—	8 (2)	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	
—	9.3 (2.7)	—	—	9.5 (3)	—	—	
10 (3.5)	—	10 (2.5)	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	
—	12 (4)	—	—	—	12 (3)	—	
—	—	12.5 (3)	—	12.5 (4)	—	—	13
13.5 (4.5)	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	
—	—	15.5 (3.5)	—	—	15 (5.5)	—	
—	16 (4)	—	—	—	—	16 (7)	
—	—	—	16.5 (2.8)	16.5 (5.5)	—	—	
18	—	—	—	—	—	—	17
—	—	—	—	—	—	—	
—	—	19 (5.5)	19.3 (4.7)	—	—	—	
—	20	—	—	—	20.5	—	
—	—	—	—	22 (6.5)	—	23 (7.5)	23
—	—	24.5 (8.5)	24 (6)	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	28.5 (7)	—	—	
—	—	—	30 (7)	—	—	30.5	31
—	—	33 (8)	—	35.5 (8)	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	37 (9.5)	—	—	—	
—	—	41 (1.2)	—	—	—	—	
—	—	—	—	43.5 (8.5)	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	46.5 (15.5)	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	52	—	—	
—	—	53 (6.5)	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	
—	—	59.5	—	—	—	—	
—	—	—	62	—	—	—	

1) The numbers 1-10 are from the data of WADDINGTON and BROOK

the numbers between brackets indicate the increase in size).

Numbers 11-15 are data which I collected myself.



to the 30 mm animals, which have reached a size by which they moult only once a year and in this way the former will have overtaken the latter. We may safely assume that the animals from the winter eggs as well as those from the summer eggs will have reached a size of about 30 mm in their first year. The animals from the summer eggs reach this size at the end of their first year, the animals from winter eggs some months earlier.

To get an idea of the increase in size for the various size groups of *Carcinides maenas*, I compiled in the tables XXIV and XXV the data which WILLIAMSON gives on p. 170 in tabular form, and added my own data, grouping them in such a manner that easily may be seen how much animals of a certain size grow after the next moult.

If then, we express the increase in size of the various size-groups in percentages of the original size, we get the following results:

#### Females

2-5 mm	20 %, 27 %, 32 %, 20 %, 26 % = 25%.
6-8	25 %, 28 %, 25 %, 27 %, 33 %, 28 %, 32 %, 14 % = 27%.
9-12	35 %, 35 %, 26 %, 40 %, 30 %, 25 % = 32%.
13-16	21 %, 39 %, 28 %, 27 %, 38 % = 31%.
19-22	29 %, 25 %, 36 %, 27 % = 29%.
24-26	22 %, 25 %, 35 % = 27%.
29-32	24 %, 23 %, 22 % = 23%.
36-39	35 %, 21 %, 23 % = 26%.
± 48	15 %, 13 % = 14%.

#### Males

1 mm	33 % = 33%.
2-5	19 %, 32 %, 50 %, 32 %, 20 %, 17 %, 33 %, 30 %, 14 %, 35 %, 20 %, 13 %, 11 %, 21 %, 31 %, 20 %, 35 %, 27 %, 27 % = 26%.
6-8	29 %, 21 %, 8 %, 19 %, 46 %, 33 %, 30 %, 33 %, 34 %, 33 %, 7 %, 25 % = 27%.
9-12	30 %, 29 %, 32 %, 35 %, 35 %, 25 %, 30 %, 33 %, 25 % = 30%.
13-16	24 %, 32 %, 35 %, 33 %, 38 %, 38 %, 23 %, 37 %, 19 %, 25 %, 44 % = 32%.
17-18	17 %, 33 %, 31 % = 27%.
19-22	24 %, 29 %, 24 %, 30 %, 45 %, 37 % = 32%.
23-26	33 %, 35 %, 26 %, 35 %, 25 % = 31%.
27	33 % = 33%.
29-33	25 %, 23 %, 24 %, 34 %, 28 % = 27%.
36-39	23 %, 25 %, 26 %, 22 %, 31 %, 28 %, 26 % = 26%.
41-47	3 %, 20 %, 23 %, 33 % = 20%.
52-53	10 %, 12 % = 11%.

From this it appears that the increase in size as the animals grow older, does not clearly diminish and roughly speaking amounts to  $\frac{1}{5}$  to  $\frac{1}{3}$  of the original size. Only for the very largest animals the increase in size has perhaps clearly diminished. It also appears that males and females increase in about the same degree, which was not to be expected as the males of *Carcinides maenas* are distinctly larger than the females (see p. 380).

The number of data is still relatively small, but if the females grow percentually really as much as the males, the difference in their sizes could only be explained by supposing that already in their first year there is a clear difference in size for the animals, which increases as the animals grow older <sup>1)</sup> (this would splendidly cover the suggestion given on page 377).

However this may be, we must bear in mind that we have relatively few data, which were, moreover, obtained from animals living in unnatural surroundings. Extensive experiments on growth in as much as possible natural surroundings are needed to obtain a conclusive result.

For the determination of the yearly generations I only measured <sup>2)</sup> the animals caught in the months between two successive moulting periods. By doing so I was certain not to measure animals that had recently moulted. Moreover only those animals were measured which were caught by means of the "garnalenuil", the net with the finest meshes used by the fishermen. The greatest breadth of the carapace was measured, whereby half millimetres were estimated and rounded off upwards. Only those animals were measured which – at least externally – did not show any indication of a *Sacculina carcini*. (Animals with an externally visible *Sacculina carcini* are generally supposed not to moult during the life of this parasite (see DELAGE, 1884) and these crabs are in this connection abnormalities and for that reason, must be discarded <sup>3)</sup>).

After the results of the measurements a number of diagrams

---

<sup>1)</sup> A great number of small animals I collected in the spring of 1936 in the tidal-zône did not show, however, a clear difference in size between females and males, moreover, the data of BROOK and WADDINGTON given in a diagram by MEEK (1918) do not point to an increase of the difference in size between the two sexes as the animals grow older.

<sup>2)</sup> Always the breadth of the carapace was measured.

<sup>3)</sup> In the crab material I used I found once or twice moulting animals with an externally visible *Sacculina*, which proves that this parasite does not make moulting always impossible.

were made. In these the sizes are given on the abscissae in differences of two millimetres.

Before proceeding to my conclusions from the diagrams I want to make the following remarks. Taken as a whole each diagram shows one top only. It is, therefore, impossible to recognize as such in these diagrams the different year-classes of crabs. By analyzing the diagrams, an attempt was made to show that in reality the diagrams are composed of several year-classes. This was done in the following way (cf. Diagram III). A line  $a\ b'\ c'$  was constructed congruent to the part  $a\ b\ c$  of the ascending line of the diagram. The lines  $b\ c$  and  $b'\ c'$  were continued as straight lines till the abscissa. The distance of  $d'$  to the abscissa is equal to  $d\ b'$  (both on the same perpendicular line). In the same way we find  $e'$  (the distance of this point to the abscissa is equal to  $e\ c'$ ). The dotted line which nearly coincides with the descending part of the original diagram is constructed congruently to  $d'\ e'\ f$ . Both of these lines again are continued as straight lines till the abscissa. The third top of the dotted lines (at the righthand bottom corner) and its corresponding lines are constructed in a similar manner. The line  $a\ b\ c$  is taken as basis for the construction of the dotted lines, because the data of this part of the diagram consist of values for animals of one year class just as for the descending line of the diagram.

The constructed lines give evidence for at least two, and possibly three year classes in the measured material.

We must keep in mind, however, that this procedure is an approximation only to reconstruct the different year classes from a material in which these are not evident at once, because the values for these year classes overlap. A source of errors, e.g., is that we have assumed that each year class gives a symmetrical diagram, which in reality needs not be the case (so temporary influences of a certain factor of the environment might cause asymmetrical diagrams).

The material has given data for three diagrams: one for females in general, one for ovigerous females, and one for males.

### Females (Diagram III)

We can distinguish here at least two, and probably three, year classes. The animals of the first have a medium size of 36 mm, those of the second of 42 mm, and those of the third of

50 mm. There are now two possibilities: the animals with a medium size of 36 mm may be in their first year or in their

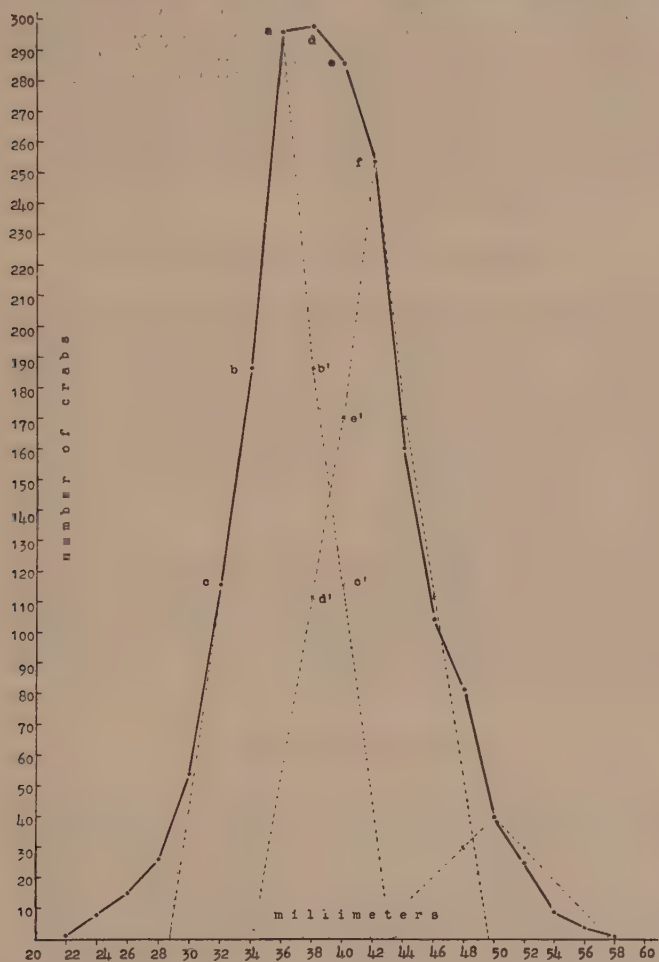


Diagram III. Female *Carcinides maenas*, without externally visible *Sacculina* (October 1934–April 1935).

second year. If the latter is correct the animals of the first year escape through the meshes of the nets <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Although only crabs caught with nets of narrow meshes ("garnálenskui") were measured, we must observe that animals with a carapace-



In my opinion these animals are in their second year; the reason for this opinion is stated in the following pages when dealing with the male crabs. Taking this as correct the animals therefore do not grow older than four years whilst the greater part already dies in its third year. The difference in size between the animals of the second year and those of the third year then amounts to 6 mm, that between those of the third year and those of the fourth year to 8 mm. This corresponds sufficiently with the values given in Table XXIV.

### Ovigerous females (Diagram IV)

Here again two year classes can be distinguished and here also the medium values for these year classes are 36 and 42 mm respectively. In all probability we may therefore conclude that second year crabs as well as third year animals may produce eggs. Concerning the animals of the first year we can draw no conclusions from the diagram, but already in a previous chapter (Chapter II) I could show that at least a part of the animals of the first year produce eggs.

The shaded part at the right of the diagram points to the possibility that among the large animals of this year class there are more which do not produce eggs than among the smaller crabs of the same class. From the diagram, however, results that even females of 56 mm can produce eggs.

### Males (Diagram V)

At first sight this diagram appears much broader than the other, and the constructed lines point to the possibility of three or even four year classes. The constructed lines, however, are not as much in harmony with the original diagram as is the case with the diagram for the females, making it slightly less certain that the constructed year classes correspond exactly with the natural year classes.<sup>1)</sup> Considering the constructed year classes as the real ones we find then three, and possibly four, year classes of male crabs with medium sizes of 36, 42, 48 and 56 mm res-

---

breadth of approximately 20 mm still can escape through the meshes of this net.

<sup>1)</sup> In the construction of the dotted lines of this diagram I started at the right side, beginning with the descending line (see p. 372).

pectively. It is a striking fact that the first top from the left is very low in comparison to the second (approximately half as

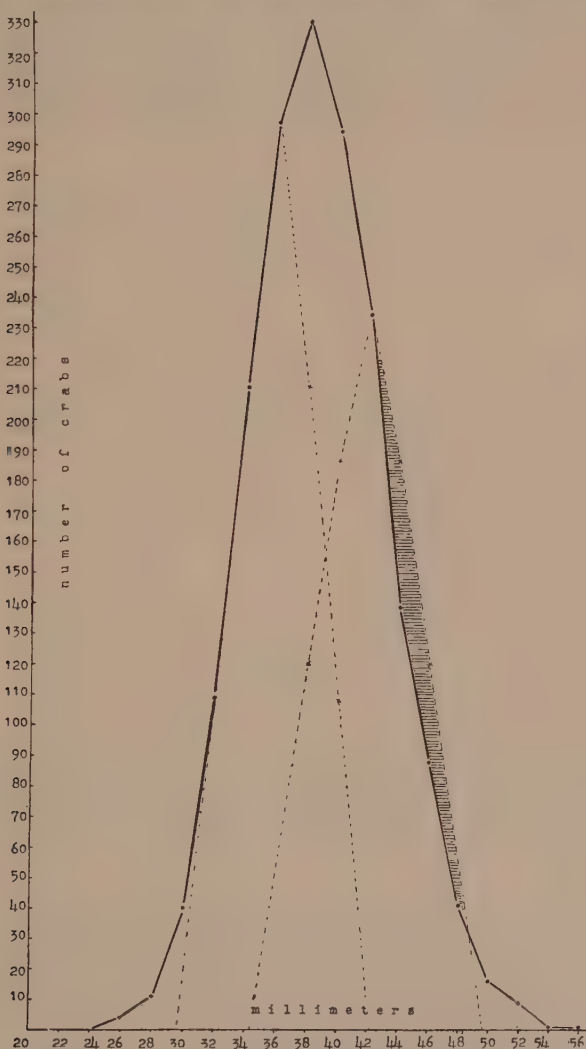


Diagram IV. Ovigerous females of *Carcinides maenas*  
(November 1934–April 1935).

high), which points to this first top being composed of values of animals in their first year. In Chapters II and VII I could de-

monstrate that the eggs of *Carcinides maenas* hatch in two periods of the year, the first approximately in May, the second later in summer. Of these only the animals born in May probably reach a size of about 36 mm in the beginning of the winter: these, therefore, are caught in the nets during winter catches, whilst the animals born later in the year can escape through the meshes.

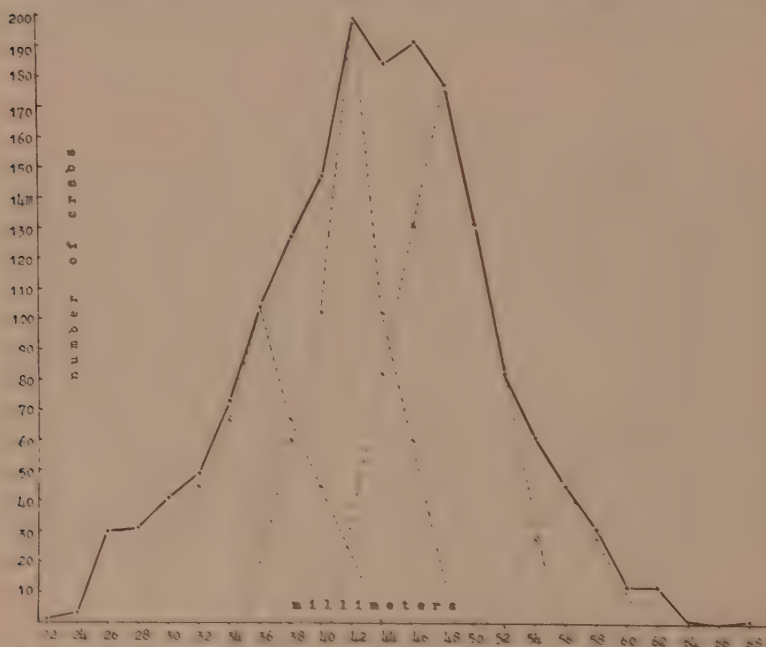


Diagram V. Male *Carcinides maenas* without externally visible *Sacculina* (October 1934–April 1935).

In the following spring, however, the males born in the two periods of the year have reached a corresponding size, in the same way as the females (cf. p. 367 and 370). The second year class consists of animals born in two periods of the previous year (not to be distinguished from each other).

If we may assume that in the two periods of the year a similar number of young animals develop, it is obvious that the top of the first constructed diagram is half as high as that of the second.

From the diagram we may conclude that in all probability the age for male crabs as a rule is three years, that a fair number

of them becomes four years old, and that some even reach a life of five or more years. The difference in size of the various year classes of males amounts to 6, 6, and 8 mm respectively; this corresponds more or less with the few data in table XXV.

If the suppositions given above are correct and this seems probable, then this means that there exists already between males and females of the first year a distinct difference in size (indications for this fact were already mentioned on page 371) and that the males which were hatched in the spring have reached a size of about 36 mm in the beginning of the winter. What here follows may give an impression of the great speed with which young *Carcinides maenas* specimens may grow, given a relatively high temperature.

During the months of September and October 1934 I reared a great number of young *Carcinides* in basins filled with water of different salinities. (One half of the series consisted of seawater <sup>1)</sup> and tapwater and the other half of seawater and distilled water). The experiments were made to study the influence of the salinity and any difference between the tapwater and the distilled water series on the increase of *Carcinides*. No marked differences were found and as such the experiment had no value. Some of the growth results, however, I now give in tabular form, because they show the speed with which young *Carcinides* may grow. Unfortunately I did not distinguish the sexes, apart from an isolated case, which after all is to be regretted. This is also the reason why I have not used these data, apart from a few in which I did distinguish the sexes, in the Tables XXIV and XXV. The young crabs I used for this experiment I collected in the mud on 11 September 1934 and most probably these were animals originating from summer eggs, as they were too small for animals hatched in May (so from winter eggs). The carapace breadth I measured with a ruler with a nonius. The 0.1 mm's however, are not accurate, as it is difficult to measure such small animals.

When looking at the table one should bear in mind that the animals were in a more or less artificial habitat and it is possible that the figures are even on the low side. (The mean temperature of the water during the about forty days I was occupied with the rearing experiments was about 16°.9 C). In Diagram VI the data are once more indicated, whereby on the abscissa

<sup>1)</sup> Also this water was collected by one of the submarines (see chapter IX).



the number of days and on the ordinate the growth in 0.1 mm's is marked. In the diagram also the data regarding the growth for those cases in which the sex was distinguished and which, therefore, were not used for table XXVI have been indicated.

TABLE XXVI

Number of days	Original measure	Final measure	Growth	Number of days	Original measure	Final measure	Growth
10	5.3 mm	6.5 mm	1.2 mm	20	6.8 mm	9.0 mm	2.2 mm
12	7.0	8.7	1.7	20	9.1	12.5	3.4
13	7.7	9.9	2.2	21	8.2	11.1	2.9
13	5.0	6.5	1.5	21	5.7	7.2	1.5
13	4.5	5.5	1.0	21	6.2	7.6	1.4
13	7.0	9.1	2.1	21	5.9	7.2	1.3
13	7.7	10.0	2.3	22	6.1	7.4	1.3
14	5.4	7.0	1.6	23	5.5	6.9	1.4
14	5.9	7.3	1.4	23	6.8	9.0	2.2
14	6.8	8.6	1.8	23	5.5	7.0	1.5
14	5.1	6.5	1.4	27	5.2	6.1	0.9
14	5.2	6.8	1.6	28	5.0	8.4	3.4
14	6.3	8.0	1.7	28	6.3	7.4	1.1
14	6.0	8.0	2.0	29	5.3	8.2	2.9
16	7.0	9.0	2.0	30	5.1	8.7	3.6
16	5.6	7.1	1.5	31	4.5	7.3	2.8
16	6.6	8.4	1.8	31	6.0	10.3	4.3
16	4.6	5.6	1.0	32	5.2	8.1	2.9
16	6.5	8.7	2.2	33	5.5	8.1	2.6
17	5.8	7.1	1.3	34	5.4	8.6	3.2
17	5.2	6.1	0.9	34	7.7	13.2	5.5
17	5.5	6.4	0.9	34	4.7	7.0	2.3
17	4.5	5.3	0.8	35	6.6	10.8	4.2
17	5.4	6.6	1.2	36	5.8	9.0	3.2
17	5.4	6.5	1.1	37	5.3	6.5	1.2
17	5.7	7.1	1.4	37	6.3	10.0	3.7
17	6.2	8.0	1.8	39	7.0	11.7	4.7
17	6.1	7.5	1.4	39	5.6	9.0	3.4
17	6.8	8.9	2.1	39	7.0	11.0	4.0
17	5.5	7.0	1.5	39	7.0	11.8	4.8
18	5.4	7.0	1.6	41	5.2	7.4	2.2
18	5.4	6.7	1.3	43	5.4	7.8	2.4
18	5.4	7.0	1.6	43	6.0	8.5	2.5
18	5.5	6.4	0.9	96	7.7	17.3	9.6
19	5.2	6.3	1.1				
19	6.0	7.1	1.1				
19	7.0	9.3	2.3				
19	5.8	7.3	1.5				

For cases in which male and female are distinguished, see Table XXIV and XXV.

It should be noted that this diagram is a very rough one, being composed of material consisting of mixed females and males and which also as regards the size was very heterogenous. All this makes that we should not attach too much value to the above. Yet it clearly appears from the diagram how divergent the growth, also in small animals, already is. It is possible to draw a line through the widely spread points, more or less indicating the average growth. Following this line we see that the growth after 40 days amounts to about 5 mm. <sup>1)</sup> If the line of growth were a

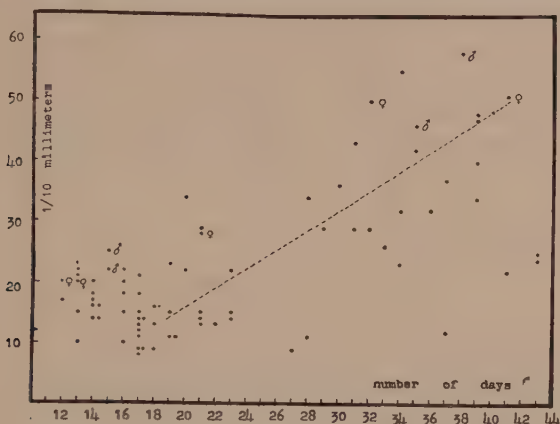


Diagram VI. Growth of young *Carcinides maenas*.

straight one this would mean a growth of about 20 mm in five months. As the line of growth is not a straight one but a curve, also – as we saw before (p. 371) – because there are indications that the increase in growth expressed in percentages is the same for older and younger animals, which means that the former, relatively, grow more than the latter (however, not expressed by the data of WADDINGTON and BROOK), the growth in five months will probably amount to more than 20 mm. I continued to rear one of the males, after the rearing experiments had been momentarily stopped, daily reading the temperature. The aquarium being in a heated room and the temperature being read only in the evening so that the night's cooling influence was

<sup>1)</sup> In the diagram the growth after 12 to 14 days is more than after 16 to 18 days. The cause is that the animals which moulted after 12 to 14 days were bigger than those which moulted after 16 to 18 days.

not expressed in the mean temperature, this temperature is on the high side. The male had become 6.5 mm in captivity on 17 September. On 3 February, so after about four months and a

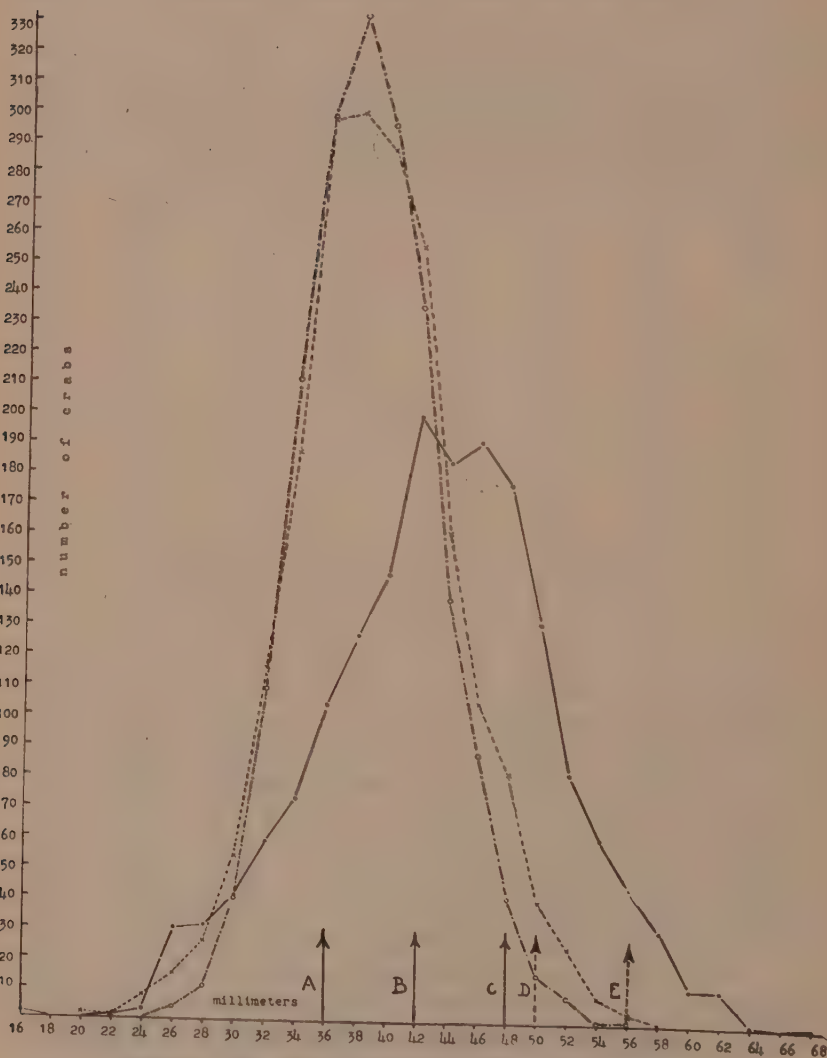


Diagram VII. The diagrams II, III and V, combined.

----- females without visible *Sacculina*.

..... ovigerous females.

———— males without visible *Sacculina*.

half it reached 36.2 mm. The average temperature for the period amounted to 15.4° C.

From the above (see also ORTON, 1913 and 1936) it appears that the supposition expressed that the one-year males have an average size of about 36 mm is not too far-fetched. Unfortunately I have no data concerning the females.

For a comparison of the three diagrams discussed above I have united these in Diagram VII<sup>1)</sup>, which especially shows the marked difference in size of males and females. Moreover the diagram shows the different year classes of the two sexes together, the arrows indicating the tops of each year class: A, second year females and first year males; B, third year females and second year males; C, third year males; D, fourth year females; E, fourth year males (the lines of the two last arrows are dotted, as they are, in comparison to the other three, less certain).

The results of this chapter we may summarize as follows:

I. From WADDINGTON and BROOK's data, supplemented by my own data, it appears that the mean increase in size after each moult amounts to  $\frac{1}{3}$  to  $\frac{1}{5}$  of the original size. (WILLIAMSON stated an increase in size varying between  $\frac{2}{3}$  and  $\frac{1}{15}$  and often amounting to  $\frac{1}{4}$ ). There are further indications that both for younger animals and for older ones the increase in size amounts to the same percentage of the original size (also WILLIAMSON already noticed this). Perhaps we must make an allowance for the very largest animals, but the slight number of data makes it impossible to say anything for certain in this respect. Probably the increase in size for females and males is the same. This is contrary to our expectation, taking into consideration the difference in size between the two sexes. The difference in size may perhaps occur already for the animals in their first year. As the animals grow older, the difference in size, therefore increases probably.

II. By measuring a great number of *Carcinides maenas* specimens in the period between two moults I made it plausible

---

1) At first sight it seems queer that the diagram of ovigerous females is somewhat larger than that of females with and without eggs. The material for each of these diagrams, however, came at least partially from different lots.



that the females as well as the males principally become three years of age, while a small part probably becomes four years old and perhaps a single one five years old. The greater part of the ovigerous females probably consists of second and third year animals. At least a part of the one year old animals, however, also produces eggs. About the following measurements will probably agree with the different year classes.

1st year	{	♀♀ . . . . .	in between 20 and 30 mm.
		♂♂ . . . . .	36 mm.
2nd year	{	♀♀ . . . . .	36 mm.
		♂♂ . . . . .	42 mm.
3rd year	{	♀♀ . . . . .	42 mm.
		♂♂ . . . . .	48 mm.
4th year	{	♀♀ . . . . .	±50 mm.
		♂♂ . . . . .	±56 mm.

## XII

### SEX RATIO

To study the sex ratio I made a distinction between the three area's which differ in their average salinity (see Chapter VIII). Of these three area's the data on Texelstroom are derived from catches by means of the "garnalenuil" (i.e. the net with the smallest meshes) of the fishermen. The data on the two other area's are collected chiefly from catches with the "kor", a net with larger meshes. The males being of larger size than the females (cf. Chapter XI), a selection will take place in favour of the males, whereby we can obtain a wrong image of the comparative relation between males and females. I therefore combined separately in the Tables XXX and XXXI the averages for catches with the net with the finer meshes in the area's of the Harbour, "Balgzand" and beyond the fairway. Beside these data which I collected myself in the years 1934 and 1935, I also used a number of data on the years 1932 and 1933, borrowed from the diary of the Zoological Station.

From the Tables XXVII, XXVIII and XXIX we see that the comparative relation between females and males <sup>1)</sup> is to a rather high degree subject to variation. Notwithstanding this

<sup>1)</sup> Expressed in monthly averages.

it is possible, however, to state for Texelstroom a slight percentage of males during the wintermonths. During the summermonths the percentages of females and males differ only very little. The data on Harbour and „Balgzand” vary even more than those on the preceding area and in the wintermonths they rather point to a maximum percentage of males than to a minimum. In the summermonths the numbers of males and females do not differ much. (It is possible that the coarse net which was used in any case makes its influence felt here, but, considering Table XXX, I do not think this very likely). The monthly data on crabs beyond the fairway do not clearly show a dominance of one of the sexes <sup>1)</sup>. In general the percentages of males and females differed only little.

In the whole material examined there were 34062 females and 21248 males. In the three area's together it appears, therefore, that the females are numerically stronger and this also holds for the area's taken separately. This is the more remarkable, if we bear in mind that any selection caused by the net must have worked in favour of the males.

According to BALSS (1927) in *Astacus astacus* always more males than females were observed by nursery men. HERRICK (1891, 1896) found in *Homarus americanus* catches during the months of April, May and June always more females than males. He thinks this greater number of females is due to a difference in the migration instinct. WILLIAMSON (1900) found in 14402 *Cancer pagurus* specimens 7811 males and 6591 females. This would, therefore, point to a domination of females, but in my opinion we may not attach too much value to these data, as they refer to material obtained by means of “creels”, which results in ovigerous females being hardly ever caught. Accordingly this diminishes the total number of females.

---

<sup>1)</sup> There were indications that the males occurred farther beyond the fairway than the females.

TABLE XXVII

*Reede van Texel**(Catches with the "garnalenkuil" only)*

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1932						
1	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—
5	65.2	45	34.8	24	69	3
6	66.1	150	33.9	77	227	2
7	48.9	23	51.1	24	47	1
8	15.5	9	84.5	49	58	1
9	14.9	70	85.1	400	470	3
10	28	14	72	36	50	2
11	—	—	—	—	—	—
12	74	37	26	13	50	1
1933						
1	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—
6	58.2	78	41.8	56	134	2
7	63.5	585	36.5	336	921	4
8	58.1	1215	41.9	877	2092	16
9	—	—	—	—	—	—
10	73.5	75	26.5	27	102	1
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—

TABLE XXVII (continued)

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1934						
1	—	—	—	—	—	—
2	87.9	773	12.1	106	879	3
3	85.8	1849	14.2	307	2156	9
4	59.3	381	40.7	262	643	6
5	73.8	517	26.2	184	701	2
6	50.3	77	49.7	76	153	1
7	—	—	—	—	—	—
8	—	—	—	—	—	—
9	46.9	467	53.1	528	995	9
10	48.6	269	51.4	285	554	2
11	64	3223	36	1815	5038	21
12	71.7	4941	28.3	1954	6895	27
1935						
1	76.4	3822	23.6	1181	5003	21
2	73.1	967	26.9	355	1322	9
3	66.6	703	33.4	352	1055	9
4	51.6	256	48.4	240	496	8
5	61.3	1098	38.7	692	1790	4
6	49.1	1375	50.9	1424	2799	7
7	—	—	—	—	—	—
8	56.0	285	44.0	224	509	11
9	37	166	63	283	449	4
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—
		23470		12187	35657	



TABLE XXVIII

*Nieuwediep Harbour and Balgzand*  
*(Catches with "garnalenkui" and "kor")*

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1932						
1	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—
4	35.7	5	64.3	9	14	1
5	64.0	16	36.0	9	25	1
6	—	—	—	—	—	—
7	53.1	1199	46.9	1059	2258	4
8	50.7	35	49.3	34	69	1
9	61.3	726	38.7	459	1185	1
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—
12	70.7	388	29.3	161	549	2
1933						
1	47.5	211	52.5	233	444	1
2	—	—	—	—	—	—
3	33.8	68	66.2	133	201	1
4	41.4	24	58.6	34	58	1
5	53.0	301	47.0	267	568	1
6	86.4	127	13.6	20	147	1
7	38.2	195	61.8	316	511	4
8	—	—	—	—	—	—
9	59.4	38	40.6	26	64	1
10	—	—	—	—	—	—
11	79.7	361	20.3	92	453	1
12	—	—	—	—	—	—

TABLE XXVIII (continued)

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1934						
1	—	—	—	—	—	—
2	88.9	24	11.1	3	27	2
3	55.2	16	44.8	13	29	2
4	29.2	114	70.8	276	390	1
5	53.3	81	46.7	71	152	1
6	50.2	167	49.8	166	333	2
7	56.3	630	43.8	490	1120	3
8	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—
10	50.1	1572	49.9	1566	3138	7
11	—	—	—	—	—	—
12	24.7	22	75.3	67	89	1
1935						
1	35.9	349	64.1	622	971	9
2	29.2	14	70.8	34	48	1
3	35.4	29	64.6	53	82	1
4	12.4	11	87.6	78	89	1
5	58.4	174	41.6	124	298	1
6	—	—	—	—	—	—
7	64.7	1105	35.3	604	1709	2
8	44.3	70	55.7	88	158	2
9	52.1	752	47.9	692	1444	3
10	63.1	531	36.9	311	842	1
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—
		9255		8110	17465	

TABLE XXIX

*Haaksgronden and West Coast*  
*(Catches with "garnalenkui" and "kor")*

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1932						
1	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—
8	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—
1933						
1	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—
7	48.4	44	51.6	47	91	4
8	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—

TABLE XXIX (*continued*)

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1934						
1	—	—	—	—	—	—
2	41.9	26	58.1	36	62	1
3	67.1	668	32.9	328	996	26
4	43.3	39	56.7	51	90	4
5	50	5	50	5	10	1
6	47.1	40	52.9	45	85	10
7	56.9	29	43.1	22	51	2
8	—	—	—	—	—	—
9	37	27	63	46	73	7
10	46.8	22	53.2	25	47	5
11	71.4	65	28.6	26	91	5
12	64.9	72	35.1	39	111	2
1935						
1	44.7	21	55.3	26	47	2
2	46.2	30	53.8	35	65	6
3	44.9	148	55.2	182	330	14
4	47.1	8	52.9	9	17	3
5	54.5	6	45.5	5	11	3
6	—	—	—	—	—	—
7	38.5	15	61.5	24	39	2
8	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—
		1337		951	2288	



TABLE XXX

*Nieuwediep Harbour and Balgzand*  
*(Catches with the "garnalenkuil" only)*

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1932						
1	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—
4	35.7	5	64.3	9	14	1
5	64.0	16	36.0	9	25	1
6	—	—	—	—	—	—
7	53.1	1199	46.9	1059	2258	4
8	50.7	35	49.3	34	69	1
9	61.3	726	38.7	459	1185	1
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—
12	70.7	388	29.3	161	549	2
1933						
1	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—
3	33.8	68	66.2	133	201	1
4	41.4	24	58.6	34	58	1
5	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—
7	37.6	136	62.4	226	362	2
8	—	—	—	—	—	—
9	59.4	38	40.6	26	64	1
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—

TABLE XXX (continued)

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1934						
1	—	—	—	—	—	—
2	88.9	24	11.1	3	27	2
3	55.2	16	44.8	13	29	2
4	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—
6	50.2	167	49.8	166	333	2
7	37.6	53	62.4	88	141	1
8	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—
10	31.8	509	68.2	1090	1599	4
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—
1935						
1	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—
3	35.4	29	64.6	53	82	1
4	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—
8	44.3	70	55.7	88	158	2
9	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—

TABLE XXXI

*Haaksgronden and West Coast*  
*(Catches with the "garnalenkuil" only)*

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1932						
1	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-
1933						
1	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-
7	48.4	44	51.6	47	91	4
8	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-

TABLE XXXI (*continued*)

Date	Percent- age females	Number females	Percent- age males	Number males	Total number females and males	Total number catches
1934						
1	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—
8	—	—	—	—	—	—
9	100	3	0	0	3	1
10	45.9	17	54.1	20	37	1
11	73.2	30	26.8	11	41	2
12	—	—	—	—	—	—
1935						
1	75	3	25	1	4	1
2	64.5	20	35.5	11	31	4
3	47.7	21	52.3	23	44	3
4	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—
8	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—



## LITERATURE

- AMEMIYA, I., 1926. Notes on Experiments on the early developmental Stages of the Portuguese, American and English native Oysters, with special Reference to the Effect of varying Salinity. J. Mar. Biol. Ass., N.S., **14**, 1.
- , 1928. Ecological Studies of Japanese Oysters, with special Reference to the Salinity of their Habitats. J. Coll. Agric. Tokyo, **9**, 333.
- \*ANDERTON, T., 1909. The Lobster (*Homarus vulgaris*). Rep. Dept. New Zealand Fish., 1908-1909, 17-23, Wellington.
- ANDREWS, E. A., 1904. Breeding Habits of Crayfish. Amer. Natural., **38**, 165-206.
- , 1910. Conjugation in the Crayfish, *Cambarus affinis*. J. Exp. Zool., **9**, 235-264.
- , 1906. Egg-laying of Crayfish. Amer. Natural., **40**, 343-356.
- APPELLÖF, A., 1901. Die Dekapoden Crustaceen. Meeresfauna Bergen, 115-226.
- BALSS, H., 1926. Decapoda. Tierwelt Nord u. Ostsee, X, h2.
- , 1927. Crustacea. Kükenthal's Handbuch der Zoölogie, **3**, 1, 840-1038.
- , 1930. Wanderungen bei Decapoden (Crustaceen). Ergebnisse Biologie, **6**, 305-326.
- BATE, C. SPENCE, 1858. On the Development of Decapoda Crustacea. Phil. Trans. Roy. Soc. London, **148**, 2, 589.
- , 1880. Report on the present State of our Knowledge of the Crustacea. Rep. Brit. Ass., 230-241.
- BELL, T., 1853. A History of the British Stalk-Eyed Crustacea. London.
- BETHE, A., 1897. Das Nervensystem von *Carc. Maenas*. Arch. Mikr. Anat., **50**, 462-545, 589-639.
- BIEDERMANN, W., 1901. Über den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer. Biol. Centralblatt, **21**, 343-352.
- \*BÉTRIX, E., 1903. Le Mécanisme de l'Émission des Larves chez la Femelle du Homard Européen. C. R. Ac. Sci., **136**, 1408-1409, Paris.
- BLEGVAD, H., 1929. Mortality among Animals of the littoral Region in ice Winters. Rep. Danish Biol. Sta., 51-62.
- BOHN, G., 1902. Des Mécanismes respiratoires chez les Crustacés Décapodes. Bull. Sci. France Belg., **36**, 178-544.
- \*BOUCHARD et CHANTRAUX, 1833. Crustacés du Boulonnais, **2**.
- \*BRAUN, M., 1875. Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung etc. Arb. Inst. Würzburg, **2**.
- \*———, 1876-1877. Speichel und Kittdrüsen bei Decapoden. Arb. Inst. Würzburg, **3**.
- BROCCHI, M., 1875. Les Organes génitaux mâles des Crustacés Décapodes. Ann. Sci. nat., **6**, (2), 1-131.
- BUMPUS, C., 1891. The Embryology of the American Lobster. J. Morph., **5**, 215-252.
- CANE, C. du, 1839. On the Metamorphoses of the Crustacea. Ann. Nat. Hist., **3**, 438-440.

\* I did not read the original paper.

- CANNON, H. G., 1923. A Note on the Zoeae of a Land-Crab, *Cardisoma armatum*. Proc. Zool. Soc. London, 11-14.
- CANO, G., 1891. Morfologia dell' Apparecchio sessuale femminile nei Crostacei Decapodi. Mitt. Zool. Stat. Neapel, 9.
- CARRINGTON, J. T. and LOVETT, E., 1882. Notes and Observations on British stalk-eyed Crustacea. Zoologist (3) **6**, 9-15, 98-107, 178-185, 228-230, 258-263, 386-391.
- \*CAVOLINI, 1787. Memoria sulla Generazione dei Pesci e dei Granchi. Napoli.
- CHANTRAN, S., 1870. Observation sur l'Histoire naturelle des Ecrevisses. C. R. Ac. Sci., **69**, 43-45, Paris.
- , 1871. Observation sur l'Histoire naturelle des Ecrevisses. C. R. Ac. Sci., **71**, 43-45.
- , 1872. Observation sur l'Histoire naturelle des Ecrevisses. C. R. Ac. Sci., **74**, 201-202.
- CHIDESTER, F. E., 1908. Notes on the daily Life and Food of *Cambarus bartonii bartoni*. Amer. Natural., **42**, 493, 710-716.
- , 1911. The mating Habits of four Species of the Brachyura. Biol. Bull., **21**, 235-248.
- CHURCHILL, E. P. Jr., 1917-1918. Life History of the blue Crab. Bull. U.S. Bur. Fisher., **36**.
- \*COLLINS, J. W., 1882. History of the Tilefish. Rep. U.S.Fish. Comm., **10**.
- \*———, 1884. History of the Tilefish. Rep. U.S.Fish. Comm., **11**.
- CUNNINGHAM, 1898. Rep. execut. Comm. Fisher. Cornwall Council., 1879-1898.
- DAHL, Fr., 1893. Untersuchungen über die Tierwelt der Unterelbe. 6e Ber. Kommiss. wissensch. Unters. Deutsch. Meere, 1887-1891, 17-21.
- DANNEVIG, A., 1930. The Propagation of our common Fishes during the cold Winter 1924. Rep. Norwegian Fisher. mar. Invest., **3**, 10, 1-133.
- , 1930. The Death of Fish in very cold Winters. Publ. Journ. Cons. perm. intern. Explor. Mer., **5**, 194-196.
- DEARBORN, V.N., 1899. Notes on the individual Psychology of the Crayfish. Amer. J. Physiol., **3**, 404-433.
- DELAGE, Y., 1884. Evolution de la Sacculine (*Sacculina carcini* Thomps.) Crustacé endoparasite de l'Ordre nouveau des Rentogonides. Arch. Zool. exp. génér., (2), **2**.
- DOHRN, A., 1870. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Artropoden. Zeitschr. Wiss. Zool., **20**, 595-626.
- DONS, C., 1932. Zoologiske Notiser XII. Iakttagelser over *Carcinus maenas* Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Forhandl., **4**, 26-28, 1931.
- DUNCKER, G., 1934. Gefangenschaftsbeobachtungen an *Sesarma cinerea* Milne Edw. Zool. Jahrb. Syst., **66**, 285-290.
- EDWARDS, H. MILNE, 1834. Histoire des Crustacés, **1**, 177.
- EHRENBAUM, E., 1896. Der Helgolander Hummer ein Gegenstand Deutscher Fischerei. Wifs. Meeresuntersuch. N.F., **1**, 1.
- \*ERDL, E., 1843. Entwicklung des Hummereies. München.
- FAXON, W., 1880. On some Points in the Structure of the embryonic Zoea. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, **6**, 159.
- FLATTELY, W. F. and WALTON, C. L., 1922. The Biology of the Sea-Shore.
- GIARD, M. A., 1887. La Castration parasitaire et son Influence sur les Caractères extérieurs du Sexe male chez les Crustacés Decapodes. Bull. Sc. Départ. Nord, **2**, 10.

- GOODSIR, J., 1842. On a new Genus and on six new Species of Crustacea, with Observations on the Development of the Egg and on the Metamorphosis of *Caligus*, *Carcinus*, and *Pagurus*. Edinburgh new Philos. J., **33**.
- GOSSE, P. H., 1852. On the Sloughing of the Spider-Crab (*Maia squinado*). Ann. Nat. Hist. (2), **10**, 210-212.
- \*GROBBEN, C., 1878. Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arb. Inst. Wien.
- GURNEY, R., 1902. The Metamorphosis of *Corystes cassivelaunus* (Pennant). Quart. J. Micr. Sci., **46**, 461-478.
- , 1923. Some Notes on *Leander longirostris* M. Edw. and other British Prawns. Proc. Zool. Soc. London, 97-123.
- \*HADLEY, P. B., 1906. Regarding the Rate of Growth of the American Lobster. Thirty-sixth Ann. Rep. Comm. Inland Fisher. Rhode Island, 153-226, Providence.
- , 1906. Biol. Bull., **10**, 233-241.
- HALLEZ, M., 1874. Note sur le Développement de Spermatozoides des Décapodes Brachyures. C. R. Ac. Sci., **4**, 243.
- HAVINGA, B., 1930. Der Granat (*Crangon vulgaris* Fabr.) in den Holländischen Gewässern. Publ. Journ. Cons. perm. intern. Explor. Mer, **5**, 57-87.
- , 1930 and 1931. Verslag omtrent de Onderzoekingsstochten op de Zuiderzee. De Biologie v. d. Zuiderzee tijdens haar Drooglegging. Meded. Zuiderzee Comm.
- HAY, W. P., 1904. The Life History of the blue Crab. Bull. Bur. Fisher.
- HAY, W. P. and SHORE, C. A., 1915-1916. The Decapod Crustaceans of Beaufort, N. C. and the surrounding Region. Bull. Bur. Fisher., **35**, 413.
- HERRICK, F. H., 1891. The Development of the American Lobster. Zool. Anz., **14**, 133 and 145.
- , 1896. The American Lobster: Study of its Habits and Development. Bull. U. S. Fish. Comm., **15**.
- , 1909. Natural History of the American Lobster (*Homarus americanus*). Bull. Bur. Fisher., **29**, 155-408.
- HOLMES, S. J., 1903. Recognition among Amphipods. Biol. Bull., **5**, 288-292.
- HUXLEY, J. S. and RICHARDS, O. W., 1931. Relative Growth of the Abdomen and the Carapace of the Shore-Crab *Carcinus maenas*. J. Mar. biol. Ass., **17** (3), 1001-1015.
- IRVINE, R. and WOODHEAD, G. S., 1888-1889. Secretion of Carbonate of Lime by Animals. Pr. R. Soc. Edinb., **2**, 324-354.
- JOHANSEN, A. C., 1929. Mortality among Porpoises, Fish, and the larger Crustaceans in the Waters around Denmark in severe Winters. Rep. Danish biol. Sta., 63-97.
- JOLY, 1843. Sur les Mœurs, le Développement et les Métamorphoses d'une petite Salicouque d'Eau douce. Ann. Sci. nat. (2), **19**, 34-86.
- JORGENSEN, O. M., 1918. Notes on the Development of *Carcinus maenas*. Dove mar. Lab. Rep., f. 1918, 62-64.
- KÖLLIKER, A., 1843. Observations pour servir à l'histoire des Organes sexuels et du Liquide séminal des Crustacés et des Cirrhipèdes. Ann. Sci. nat., **19**, 335-350.
- KORSCHULT, E. and HEIDER, R., 1893, 1909 and 1910. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere.

- LAFRESNAYE, F. de, 1848. Observations sur l'Accouplement du Crabe commun de nos côtes du Calvados, le *Cancer moenas* de Linné (aujourd'hui *Carcinus moenas* des auteurs). Rev. Zool., 279-282.
- LEBOUR, M. V., 1928. The larval Stages of the Plymouth Brachyura. Proc. Zool. Soc., 473-560.
- LEREBOULLET, M., 1860. Recherches sur le Mode de Fixation des Oeufs aux fausses Pattes abdominales dans les Ecrevisses. Ann. Sci. nat. (4), **14**, 359-378.
- LO BIANCO, S., 1888. Notizie biologiche riguardanti specialmente il Periodo di Maturità sessuale degli Animali del Golfo di Napoli. Mitt. Zool. Stat. Neapel, **8**, 385-440.
- LUMBY, J. R. and ATKINSON, G. T., 1929. On the unusual Mortality among Fish during March and April 1929, in the North Sea. Publ. Journ. Cons. perm. intern. Explor. Mer, **4**, 309-332.
- \*MAC. INTOSH, 1863. On the Hairs of *Carcinus moenas*. Trans. Linn. Soc., **24**, 97.
- MANGOLD, E., 1914. Hypnose und Katalepsie bei Tieren. Marine biol. Association. Plymouth marine Fauna. Second Edition, 1931. Mar. biol. Ass. United Kingdom intern. fisher. Investigations. 2nd Rep. (southern Area) fisher. and hydrographical Investig. North Sea and adjacent Waters, **1**, 1904-1905. North Sea fisher. Investigation Comm. Rep. (No. 2 southern Area) fisher. and hydrographical Investig. North Sea and adjacent Waters, 1902-1903.
- MARQUARD, O., 1926. Die Chinesische Wollhandkrabbe *Eriocheir sinensis* M. E., ein neuer Bewohner Deutscher Flüsse. Zeitschr. Fischer., **24**, 417-433.
- \*MARUKAWA, H., 1933. Biological and fishery Research on Japanese King Crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). J. imp. fisher. exper. Sta., **4**, 37, Tokyo.
- MAYER, P., 1877. Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. Jen. Zeitschr. Naturw., **11**, 188-269.
- MEEK, A., 1918. On the Crustacea. Dove mar. Lab. Rep. f. 1918, 19-45.
- MEINERT, F., 1877. Crustacea Isopoda, Amphipoda et Decapoda Daniae. Naturhist. Tidskr. (3), **2**, 57-248.
- \*OLMSTED, I. M. D. and BAUMBERGER, I. P., 1923. Form and Growth of grapsoid Crabs. A Comparison of the Form of three Species of grapsoid Crabs and their Growth and Moulting. J. Morph., **38**.
- ORTON, H., 1913. Preliminary Account of a Contribution to an Evaluation of the Sea. J. Mar. Biol. Ass., **10**, 283-326.
- , 1936. Experiments in the Sea on Rate of Growth of some Crustacea Decapoda. J. Mar. Biol. Ass., **20**, 673-689.
- OTTO, J. P. and KAMPS, L. F., 1935. Die Chinesische Wollhandkrabbe in den Niederlanden, besonders in den Provinzen Groningen und Friesland. Zool. Anz., **110**, 5-6.
- PAULMIER, F. C., 1901. The edible Crab. 55th ann. Rep. N. York Mus., 134.
- PEARCE, A. S., 1909. Observations on Copulation among Crawfishes with special Reference to Sex Recognition. Amer. Natural., **43**, 746-753.
- , 1914. On the Habits of *Uca pugnax* "Smith" and *Uca pugnator* (Box). Wisconsin Ac., **17**, 791-802.
- PETERS, N., PANNING, A. and SCHNAKENBECK, W., 1933. Die Chinesische Wollhandkrabbe in Deutschland. Zool. Anz., **104**, 1-180.



- POLIMANTI, O., 1912. Studi di Fisiologia Etologica II. Lo Stato immobilità temporanea nei Crostacei Brachiuri. Zeitschr. allg. Physiol., **13**, 201-226.
- POULSEN, E. M., 1922. On the Frequency and Distribution of *Crangon vulgaris*, *Carcinus maenas* and *Portunus holsatus* in Danish coastal Waters. Medd. Komm. Havunders. Ser. Fisker., **6**, 7.
- RATHKE, H., 1837. Zur Morphologie. Reisebemerkingen aus Taurien.
- \*RÉAUMUR, 1719. Addition aux Observations sur la Mue des Ecrevisses, données dans les Mémoires de 1712. Hist. Acad. Roy. Sci., 236-274, Paris.
- REDEKE, H. C., 1903-1911. Jaarboek van het Rijksinstituut voor het Onderzoek der Zee.
- , 1918. Mededeelingen over Visscherij. Jaarg. **25**.
- REICHENBACH, H., 1888. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. Abh. Senckenb. Ges., **14**.
- ROBERTS, W. A., 1904. The Crab Industry of Maryland. Rep. Bur. Fisher.
- SALTER, S. J. A., 1860. On the Moulting of the common Lobster (*Homarus vulgaris*) and the shore Crab (*Carcinus maenas*). J. Pr. Linn. Zool. Soc. London, **4**, 30-35.
- SARS, G. O., 1874. Om Hummerens postembryonale Udvikling. Overs. Dan. Selsk.
- SCHELLENBERG, A., 1928. Krebstiere oder Crustacea II, Decapoda. Die Tierwelt Deutschlands u. d. angrenzenden Meeressteile.
- SCHMANKEWITSCH, M., 1877. Zur Kenntniss des Einflusses der äusseren Lebensbedingungen auf die Organisation der Thiere. Zeitschr. Wiss. Zool., **29**, 429.
- SCHNOOR, H., 1929. Vernichtung von Nutzfischen der Ostsee durch den strengen Winter. Mitt. D. Seefischerei Vereins, **45**, 5.
- SHEARER, C., 1910. On the Anatomy of *Histiobdella homari*. Quart. J. Micr. Sci., **55**, 2, 287-360, London.
- \*SLABBER, M., 1778. Natuurkundige Verlustingen behelzende microscopise Waarneemingen van in- en uitlandse Water- en Land-Dieren. Waarneeming van een Zee-Watervloo, genaamd Taurus of Stier. Haarlem.
- SMITH, G., 1909. Crustacea and Arachnids. The Cambridge Natural History, **4**.
- \*SMITH, S. J., 1885. Report on the Decapod Crustacea of the Albatross Dredgings of the E. Coast of the United States during the Summer and Autumn of 1884. Rep. Comm. Fish. a. Fisher., 618-619.
- TERAO, A., 1929. On the embryonic Development of the spring Lobster, *Panilurus japonicus* (v. Sieboldt). Jap. J. Zool. **2**, 387-449.
- TESCH, J. J., 1906. Bijdragen tot de Fauna der Zuidelijke Noordzee. IV. Decapode Crustaceen ten deele verzameld met de „Wodan”. Jaarb. Rijksinst. Onderz. Zee.
- , 1922. Schizopoden en Decapoden. Flora en Fauna der Zuiderzee.
- THAMDRUP, H. M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Medd. Komm. Danmarks Fiskeri og Havunders. Ser. Fiskeri, **2**.
- THOMPSON, J. V., 1835. XXI. On the double Metamorphosis in the Decapodous Crustacea, exemplified in *Cancer Maenas* (Linn.). Phil. Trans. Roy. Soc. London, **1**, 359-362.
- Verslagen en Mededeelingen v.d. Afdeeling Visscherijen, 1932.
- VERWEY, J., 1930. Einiges über die Biologie Ost-Indischer Mangrovenkrabben. Treubia, **12**, 2.



- VITZOU, A. N., 1882. Recherches sur la Structure et la Formation des Téguments chez les Crustacés Decapodes. Arch. Zool. exp., **10**, 451-576.
- WHITLEY and BOARDMAN, 1929. Quaint Creatures of a Coral Isle. Austral. Mus. Mag., **3**, 366-374.
- WILLIAMSON, H. C., 1900. II. Contributions to the Life-History of the Edible Crab (*Cancer pagurus* Linn.). 18th Rep. Fish. Board Scotland, **3**, sci. Invest., 77-143.
- , 1903. III. On the larval and early young Stages, and Rate of Growth, of *Carcinus maenas* (L.). 21th Rep. Fish. Board Scotland, **3**, sci. Invest., 136-179.
- , 1904. II. Contributions to the Life-Histories of the Edible Crab (*Cancer pagurus*) and of other Decapod Crustacea: Impregnation; Spawning; Casting; Distribution; Rate of Growth. 22nd Rep. Fish. Board Scotland, **3**, sci. Invest., 100-140.
- WITTEN, E. P., 1903. On the structural Changes accompanying the Ecdysis of the Crab *Cancer pagurus*. Northumberland Sea-Fisher. Comm. Rep. sci. Invest., 42-48.



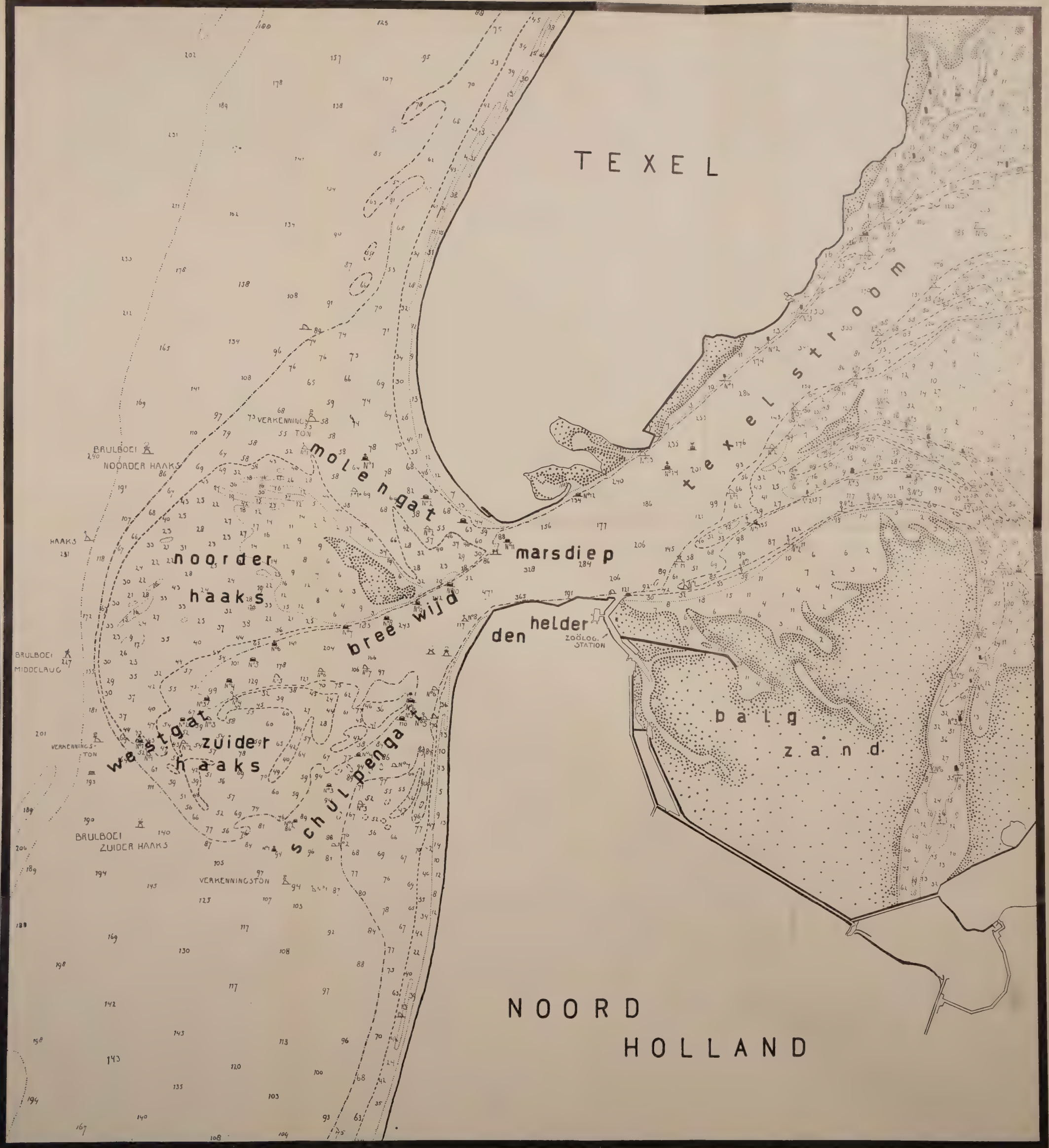


Chart I. The area in which the greater part of the investigations took place. Scale 1 : 50.000.<sup>1)</sup> Depths are given in decimetres.

<sup>1)</sup> See page 316.



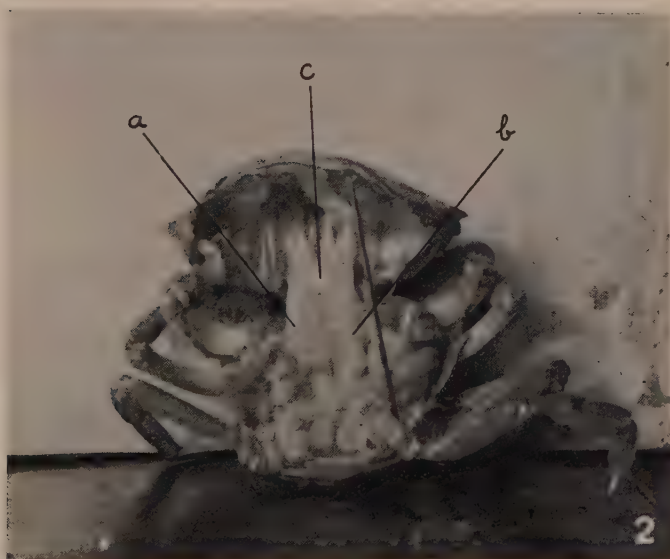
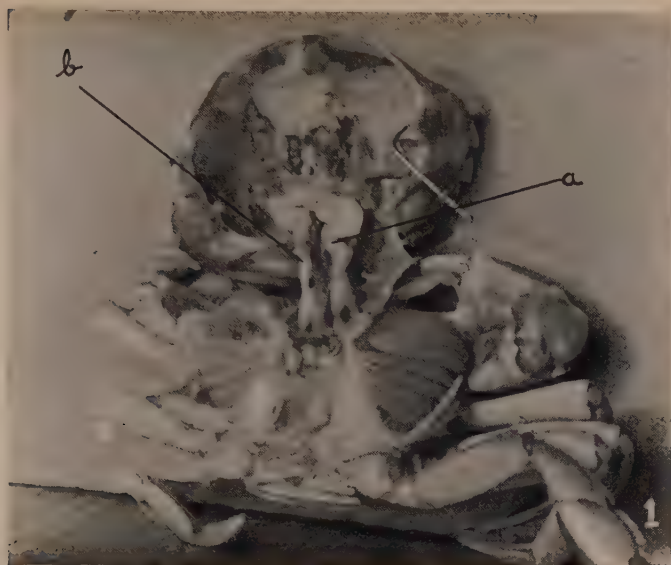


Fig. 1. Male crab, opened to show the genital organs. *a*. right genital tube; *b*. left genital tube; both filled with spermatophores. Natural size.

Fig. 2. Female crab, opened to show the genital organs. *a*. left ovary; *b*. right ovary; *c*. common part of the two ovaries. Natural size.





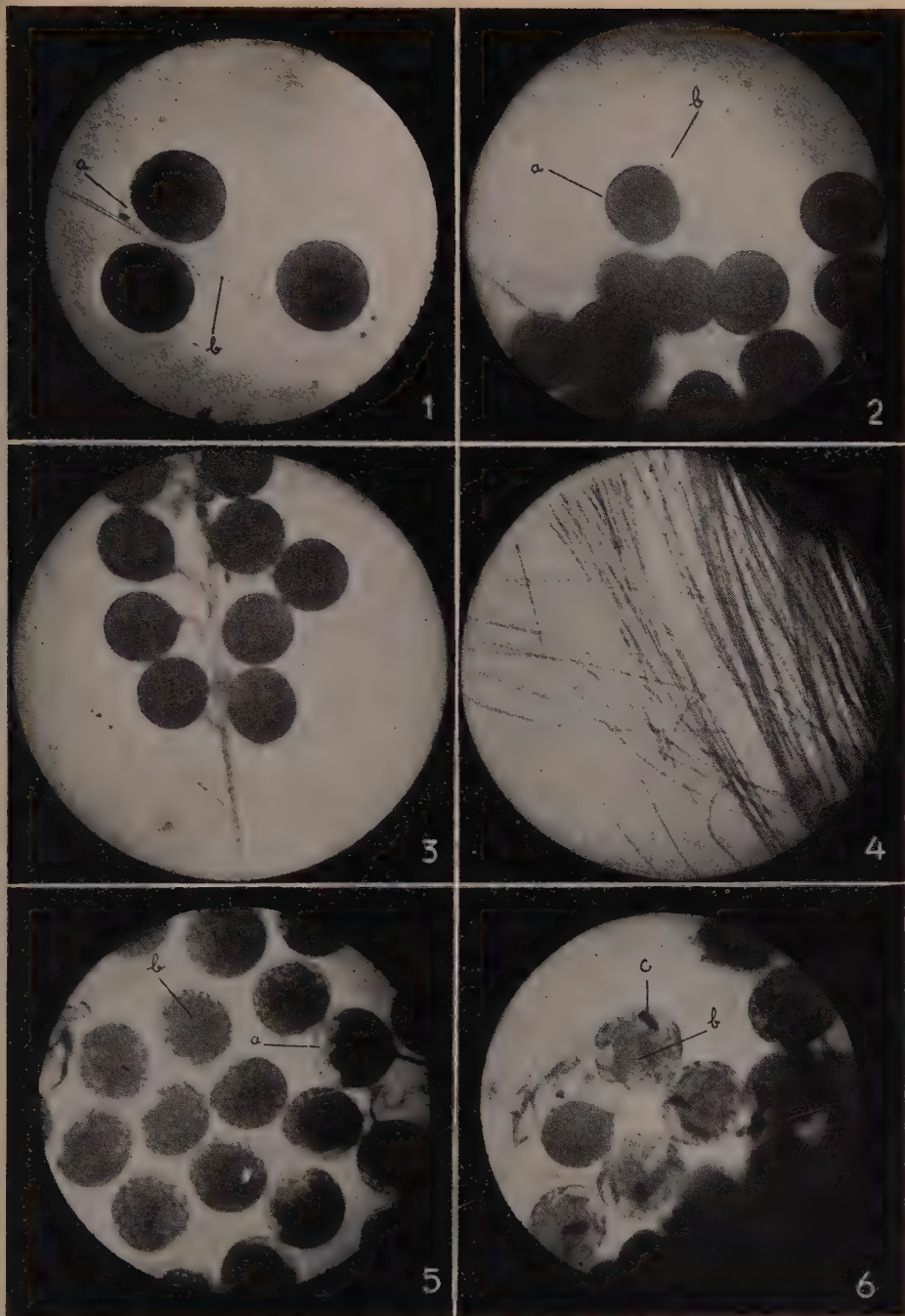
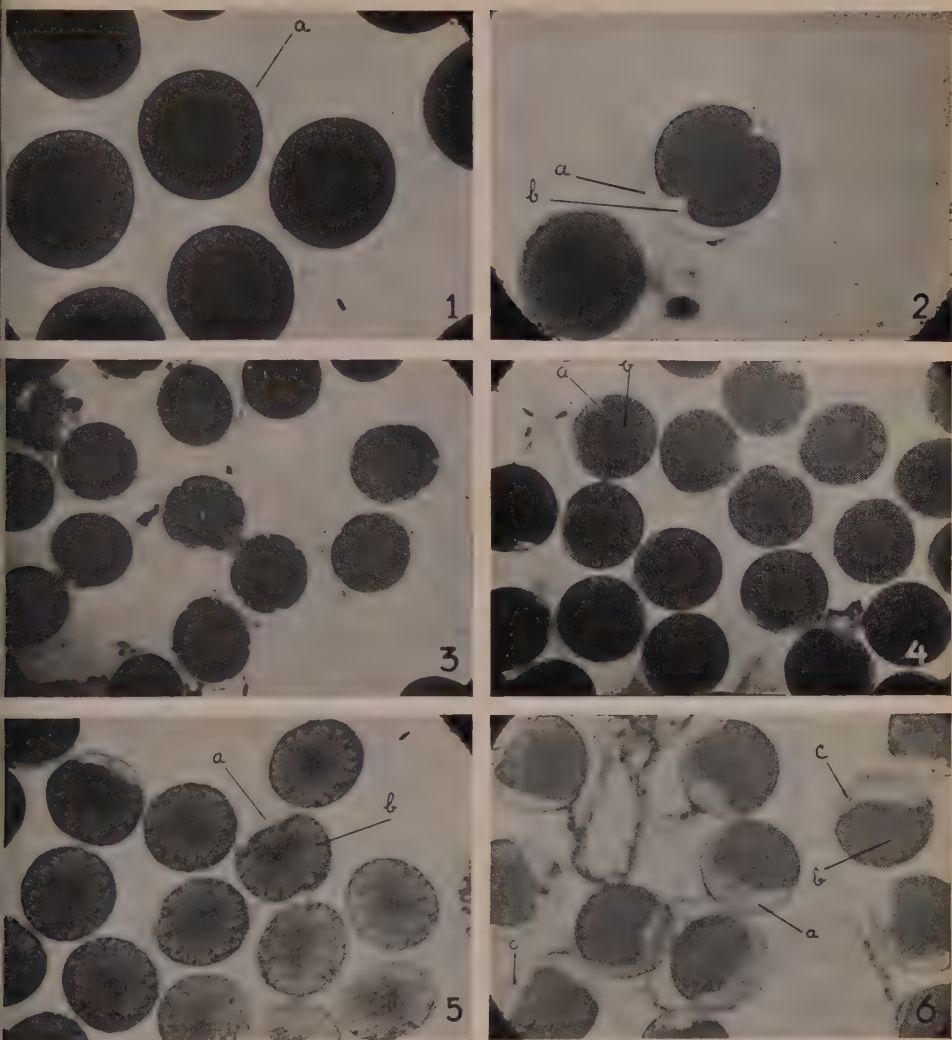


Fig. 1. Eggs which are attaching themselves to the endopodite hairs. *a*, perivitelline space; *b*, endopodite hair.  $\times \pm 41$ . Fig. 2. One egg attached. *a*, perivitelline space; *b*, extremity of endopodite hair.  $\times \pm 29$ . Fig. 3. Normally attached eggs.  $\times \pm 29$ . Fig. 4. Endopodite hairs.  $\times \pm 29$ . Fig. 5. Eggs in high salinity, showing a yolk-free (*a*), and a yolk-containing part (*b*).  $\times \pm 26$ . Fig. 6. Eggs in a slightly too low salinity. *b*, yolk; *c*, eye-pigment.  $\times \pm 26$ .

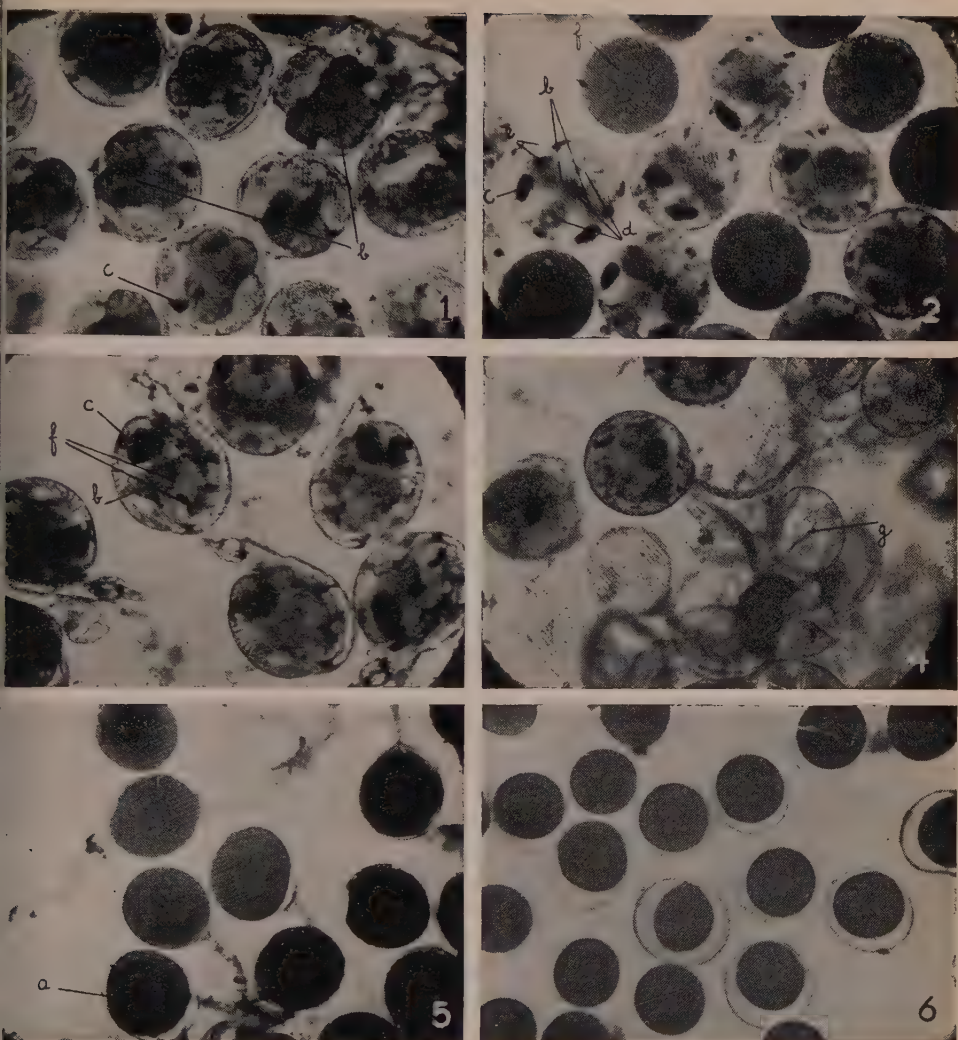




- Fig. 1. Not yet attached eggs. *a*. perivitelline space.  $\times \pm 75$ .  
 Fig. 2. First externally visible cleavage. *a*. cement-capsule; *b*. egg-membrane.  $\times \pm 75$ .  
 Fig. 3. Between 16- and 32 cell stage.  $\times \pm 35$ .  
 Fig. 4. First appearance of a yolk-free part (i.e., stage of beginning of invagination). *a*. yolk-free part; *b*. yolk.  $\times \pm 35$ .  
 Fig. 5. Distinct yolk-free (*a*) and yolk-containing part (*b*), with the secondary yolk-pyramids of RATHKE.  $\times \pm 35$ .  
 Fig. 6. First traces of eye-pigment. *a*. yolk-free part; *b*. yolk-containing part; *c*. eye-pigment.  $\times \pm 35$ .







- g. 1. Eggs with strongly pigmented larvae with a comparatively large yolk-rest. *b.* yolk; *c.* eye-pigment.  $\times \pm 35$ .
- g. 2. Strongly pigmented larvae with small yolk-rest (at the point of hatching). *b.* yolk-rest; *c.* eye-pigment; *d.* abdomen; *e.* lateral chromatophores; *f.* dead egg.  $\times \pm 35$ .
- g. 3. Just hatched protozoae. *b.* yolk; *c.* eye-pigment; *f.* lateral chromatophores.  $\times \pm 35$ .
- g. 4. The greater part of the larvae have hatched. *g.* empty egg-capsule.  $\times \pm 35$ .
- g. 5. Eggs with a temporary shrinkage by high salinity. *a.* egg.  $\times \pm 35$ .
- g. 6. Nearly ripe eggs transferred from the ovary into sea-water.

photographs by the author.



# REIZPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN BLUTSAUGENDEN ARTHROPODEN IM ZUSAMMENHANG MIT IHRER NAHRUNGSWAHL

## III. TEIL: VERSUCHE MIT ZECKEN.

VON

**B. J. KRIJGSMAN.**

AUS DEM ZOOLOGISCHEN LABORATORIUM DES TIERÄRZTLICHEN STAATSWINSTITUTES  
ZU BUITENZORG, JAVA.

### EINLEITUNG.

Im Jahre 1930 berichteten wir über sinnesphysiologische Untersuchungen mit *Stomoxys calcitrans* und *Lyperosia exigua* (KRIJGSMAN (1930); KRIJGSMAN u. WINDRED (1930, 1931)). Daran anschliessend setzte ich eine Reihe von Versuchen mit Zecken über dasselbe Thema ein, deren Veröffentlichung mir nicht bedeutungslos scheint, zumal die Sinnesphysiologie der Zecken noch sehr wenig bearbeitet wurde.

Es existiert eine ältere Arbeit von HINDLE u. MERRIMAN (1913), die feststellten, dass *Argas persicus* sich positiv thigmotaktisch, positiv thermotaktisch und negativ phototaktisch verhält und einen im Hallerschen Organ lokalisierten Geruchssinn besitzt. TOTZE (1933) hat neuerdings Untersuchungen ausgeführt über das Verhalten von *Ixodes ricinus* und *Hyalomma marginatum brionicum* zu verschiedenen Reizen. Er fand, Larven, Nymphen und Imagines untersuchend, eine anemotaktische,<sup>1)</sup> phototaktische, hydrotaktische und thermotaktische Orientierung sowie die Existenz einer Fernperzeption für chemische Reize. Einen Geschmacksinn existiert nach ihm nicht. Von seinen Experimenten wird weiter unten noch die Rede sein.

Schliesslich liegt eine Angabe von COLAS-BELCOUR (1929) vor,

---

<sup>1)</sup> Leider benutzte TOTZE bei seinen Anemotaxisversuchen einen durch eine Wasserstrahlluftpumpe erzeugten Luftstrom (keine Angabe über Trocknen mit  $\text{CaCl}_2$  oder dergl.) und es ist somit nicht ersichtlich, ob die Zecken auf den Zug oder auf die Feuchtigkeit der Luft reagierten.

nach dem Sand für *Ornithodoros* einen Reiz zur Eiablage bildet. Die Angaben in verschiedenen medizinischen Handbüchern über das sinnesphysiologische Verhalten von Zecken haben meistens wenig Wert, da sie sich nur auf gelegentliche, manchmal falsch gedeutete Beobachtungen stützen.

#### METHODIK UND TECHNIK.

Bei den Zeckenversuchen habe ich grundsätzlich die gleiche Versuchsanordnung angewandt wie früher bei *Stomoxys* und *Lyperosia*: Die Versuchstiere hatten die Wahl zwischen zwei Röhren, in denen ausser dem zu untersuchen Reiz alle Faktoren gleich waren. Da ich diesmal mit kleinen nicht fliegenden Versuchstieren arbeitete, wurden gläserne T-Röhren verwendet mit Armen von 10 cm Länge und 1.5 cm Durchmesser. Die offenen Enden wurden mittels Wattepfropfen geschlossen. Die Röhren wurden horizontal aufgestellt vor einem Milchglasfenster, durch welches das Licht gleichmässig einfiel und somit bei der Untersuchung von chemischen Reizen u.s.w. keine Fehlerquelle bilden konnte (vgl. z.B. Abb. 3). Die Zecken, *Boophilus annulatus* und *Rhipicephalus sanguineus*, wurden in Reagenzröhrchen gezüchtet durch Einbringen von vollgesogenen Weibchen, die alsbald Eier ablegten, aus denen nach einiger Zeit die Larven schlüpften. Bei den Versuchen wurde ein, einige Hunderte von Larven enthaltendes Zuchtröhrchen an den aufsteigenden Arm der T-Röhre angeschlossen; die Larven liefen hinein und hatten die Wahl zwischen den zwei transversalen Armen, von denen einer den Reizstoff enthielt. Durch Leerversuche und Versuche in umgekehrter Stellung wurde die Richtigkeit der Anordnung regelmässig kontrolliert. Es wurde gearbeitet bei einer Zimmertemperatur von 24–27°.

Die Reaktion der Larven auf den dargebotenen Reiz konnte nicht bestimmt werden durch Auszählen der sich in den Wahlröhren befindenden Larven, da die grosse Menge von kleinen durcheinander krabbelnden Tierchen keine Zählung gestattete. Das ist aber auch nicht nötig, da ihre Verteilung im Apparat ein charakteristisches Gesamtbild lieferte, aus dem der Einfluss des Reizstoffes mit Sicherheit abzuleiten war. Die Beurteilung dieses Reaktionsbildes wird noch erleichtert, wenn man als Unterlage für die T-Röhre weisses Papier benutzt, wodurch die Larven sich als dunkle Punkte vom Untergrund abheben.



Die einzige Schwierigkeit, welche bei dieser Versuchsanordnung auftritt, entsteht durch die positive Thigmotaxis der Zeckenlarven (vgl. S. 405ff.). Dadurch sind sie geneigt, untereinander Klumpen zu bilden oder sich in den Wattenbäuschen anzusammeln. Solche Klumpen sind ungeeignet zur Abschätzung der Anzahl von reagierenden Individuen. Diese Schwierigkeit ist zu vermeiden durch Feststellen der Versuchsdauer auf 15 Minuten; die Gruppierung der Larven als Reaktion auf den zu untersuchen Reiz ist dann vollendet, Klumpenbildung hat aber noch nicht stattgefunden.

Für die Versuche benutzte ich hungrige Larven von 1–30 Tagen alt, die ohne Zugabe von Wasser aufgezüchtet waren. Ältere Larven fangen unter solchen Züchtungsbedingungen schon träger zu reagieren an und sind deshalb weniger geeignet für diese Versuche.

## EXPERIMENTE.

### *Versuche über Phototaxis.*

*Boophilus*-larven verhalten sich in den ersten vier Lebenstagen negativ zu hellem diffusum Tageslicht: sie wählen eine Stelle des Versuchsapparates, in der eine bestimmte geringe Lichtintensität vorhanden ist. Deutlich tritt das hervor, wenn man einen Teil der Wahlröhren durch Umschieben einer Stanniolhülle verdunkelt, einen zweiten Teil durch Auflegen von einem Stück Papier beschattet und einen dritten Teil unbedeckt lässt (s. Abb. 1). 1–2 Tage alte Larven verteilen sich dann auf die in Abb. 1A angegebene Weise: an der Grenze des verdunkelten Teiles, wo offenbar die günstigste Lichtintensität vorliegt, häufen sie sich an, weiter sind noch vereinzelte Individuen im beschatteten Teil zu finden. Larven von 3–4 Tagen benehmen sich schon, wie Abb. 1B erkennen lässt, etwas positiver gegenüber Tageslicht. Sie häufen sich an im beschatteten Teil der Röhre, und zwar vorwiegend an der Grenze Licht-Schatten. Nach dem vierten Tage werden sie, wie Abb. 1C zeigt, durch diffuses Tageslicht deutlich angezogen, indem sie sich in dem unbedeckten Röhrenteil anhäufen. Diesen Versuch konnte ich mit immer gleichartigen Resultaten beliebig oft wiederholen. Der Adaptationszustand spielt dabei keine Rolle, denn ich erhielt ähnliche Ergebnisse mit im Dunkeln und im diffusen Tageslicht aufgezüchteten Larven. Durch Einschalten eines Wärmefilters



(Wassergefäß) konnte weiter festgestellt werden, dass keine Reaktion auf Wärmestrahlung vorlag. *Rhipicephalus*-larven verhielten sich sehr ähnlich, mit dem Unterschied, dass das endgültige Lichtoptimum da erst nach 6–7 Tagen erreicht wurde. Wir dürfen demnach schliessen, dass in der ersten Lebenswoche eine Verschiebung des Lichtoptimums nach grösseren Intensitäten hin stattfindet.

TOTZE hat in seinen Versuchen mit *Hyalomma*-larven eine ähnliche Verschiebung des Lichtoptimums gefunden und führt dies ganz richtig auf eine zunehmende Hautpigmentierung der Larven zurück. Tatsächlich beobachtete ich auch bei *Boophilus*-

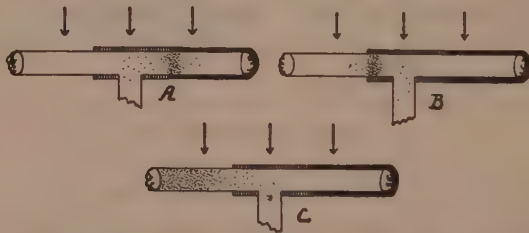


Abb. 1. Reaktion der Zeckenlarven auf verschiedene Lichtintensitäten. Der verdunkelte Röhrenteil ist schwarz umrissen, der beschattete Teil schraffiert. Die Pfeile geben die Richtung des einfallenden Lichtes an. A: 1–2 Tage alte Larven häufen sich an bei der Grenze Dunkel-Schatten. B: 3–4 Tage alte Larven häufen sich an bei der Grenze Schatten-Licht. C: Ältere Larven wählen den unbedeckten Röhrenteil.

und *Rhipicephalus*-larven, dass sie während den ersten Lebenstagen allmählich eine tiefere Farbe bekommen. Es kann daher bei der Orientierung zum Lichte hin ein diffuser Hautlichtsinn wirksam sein; bei den *Boophilus*-larven ist das wohl sicher, da sie augenlos sind.

Ältere Larven sind, wie auch TOTZE fand, immer positiv gestimmt gegenüber diffusem Tageslicht. Bei Versuchen mit sehr hellem diffusem Licht bleibt jedoch zwischen *Boophilus*- und *Rhipicephalus*-larven ein Unterschied bestehen, da *Rhipicephalus*-larven sich sehr starkem diffusem Licht gegenüber etwas negativ verhalten, *Boophilus*-larven dagegen immer positiv.

Aus den erhaltenen Resultaten geht hervor, dass ein gewisser Intensitätsbereich des Lichtes existiert, innerhalb dem während den ersten

*Lebenstagen die negative Phototaxis der Larven zu positiver wird.* Oberhalb dieses Gebietes herrscht wohl immer eine negative, unterhalb seiner immer eine positive Phototaxis.

Solcher Umschlag der Phototaxis bei Arthropoden wurde bereits von anderen Autoren mitgeteilt. So werden vollgesogene *Hyalomma*-weibchen nach TOTZE negativ phototaktisch, RUDOLFS u. LACKEY (1929) berichten über das positiv phototaktisch Werden von ursprünglich negativen Mückenlarven durch Verfütterung von grünen Algen, SGONINA (1935) beobachtete einen Umschlag von negativer zu positiver Phototaxis bei *Archaeopsylla* (Igelfloh) nach Verbleiben in stark CO<sub>2</sub>-haltiger Luft, WELSH (1931) berichtet über das negativ Werden von positiv phototaktischen Wassermilben (*Unionicola*, in den Kiemen von *Anodonta* lebend) nach Zufügen von *Anodonta*-extrakt zum Wasser, usw. Man darf diese Fälle nicht einfach alle als eine Umstimmung der betreffenden Organismen deuten, denn es liegen vielleicht verschiedenartige Phänomene vor. Bei den Zeckenlarven ist von einer wirklichen Umstimmung perzipierender Organe oder nervöser Zentren wahrscheinlich nicht die Rede, diese sind vermutlich vor und nach der Verschiebung des Lichtoptimums gleich empfindlich. Durch die Ausbildung der schützenden Pigmenthülle nimmt aber die eindringende Lichtmenge ab und es ist also nach der ersten Lebenswoche eine höhere Intensität nötig um die Perzeption einer gleich grossen Lichtmenge zu erzielen. In anderen Fällen, z. B. bei den Wassermilben von WELSH, kann dagegen eine wirkliche Umstimmung perzipierender Organe durch chemische Agenzien vorhanden sein.

### *Versuche mit mechanischen Reizen.*

Bei hungrigen *Boophilus*- und *Rhipicephalus*-larven trat in meinen Versuchen eine *ausgeprägte positive Thigmotaxis* auf. Das geht erstens hervor aus der Klumpenbildung: Befinden sich die Larven unter Ausschluss gerichteter Reize in der Versuchsanordnung, so bleiben sie, wenn sie sich berühren, beisammen, andere kommen dazu und alsbald werden grosse Klumpen gebildet. Auch TOTZE hat dies beobachtet, bringt es aber nicht mit einer thigmotaktischen Orientierung im Zusammenhang, sondern nennt es „Geselligkeitstrieb“. Obgleich man stark den Eindruck bekommt, dass das Zusammentreffen zufällig stattfindet und die Larven nur in einem Zustand möglichst viel-

seitiger Berührung verharren, schliessen diese Beobachtungen nicht aus, dass sie durch irgendwelche chemische Reize zu einander angezogen werden. Die positive Thigmotaxis tritt aber auch auf wenn man den Larven ein Stück reine (nicht mit den Händen angefasste) Baumwolle verabreicht. Solcher Watterpfropfen wird von verschiedenen Seiten her durch vereinzelte Larven besiedelt; gegenseitige Berührung und Klumpenbildung kommt erst später zustande, indem immer mehr Larven den Pfpfen finden und darin verharren. Auch in den die Wahlröhren abschliessenden Watterpfropfen beobachtet man (vgl. S. 403) diese Klumpenbildung und ein Vordringen zwischen Watte und Glaswand. Dieses Verhalten kann m.A. nur durch Reaktion auf mechanische Reize erklärt werden.

Die Klumpenbildung geht bei den *Rhipicephalus*-larven noch schneller von statten als bei *Boophilus*. Das braucht jedoch nicht die Folge zu sein von einer stärker ausgeprägten thigmotaktischen Orientierung, sondern kann einfach durch grössere Beweglichkeit der *Rhipicephalus*-larven verursacht werden, wodurch sie sich schneller und häufiger treffen.

Bei den Versuchen von TOTZE verhielten sich seine Zecken negativ gegenüber Flanell und Watte, indem sie glattes Schreib- und Filtrierpapier bevorzugten. Unsere Resultate decken sich somit in dieser Hinsicht nicht.

Neben der thigmotaktischen Orientierung zeigten meine Zeckenlarven ein *Perzeptionsvermögen für Erschütterungsreize*. Erzeugt man durch leichtes Schlagen mit der Faust auf dem Versuchstisch ein Zittern des Apparates, so werden die darin enthaltenden Larven sofort aktiv, Klumpen werden gelöst und sie schwärmen aus. Gerichtete Orientierung hinsichtlich der Reizquelle (wie WEBER (1929) von der Schweinelaus angibt) war in dieser Anordnung nicht festzustellen und geplante Versuche mit einer schwingenden Metallplatte habe ich durch Zeitmangel nicht ausführen können.

#### *Versuche mit Wärmereizen.*

TOTZE hat bei seinen Zecken einen deutlichen Wärmesinn gefunden, mit einem Optimum abhängig von der Zuchttemperatur. Interessant ist seine Feststellung, dass im vierten Beinpaar von Nymphen und Imagines ein Wärmeperzeptor vorhanden sein muss. Zwar sind, da der Wärmesinn auch nach

Amputation des letzten Beinpaars erhalten bleibt, auch in anderen Körperteilen solche Perzeptore vorhanden, jedoch ist die Reaktion nach der Amputation weniger genau. Das Temperaturoptimum wird dann, wie das bei den Larven (bei denen das vierte Beinpaar noch nicht gebildet ist!) immer der Fall ist, diffuser.

Über den Wärmesinn führte ich bei *Rhipicephalus*- und *Boophilus*-larven einige Versuche aus, welche die Perzeption von Wärmereizen auch bei diesen Arten anzeigen. Auf Erwärmen mit der Hand einer der Wahlröhren reagieren sie mit positiver Taxis und aufgeregtem Umherkriechen im erwärmten Teil. Erwärmt man einen Arm der T-Röhre durch Unterlegen einer erhitzten Zinkplatte bis auf ungefähr  $34^{\circ}$ , während unter den anderen Arm eine nicht erwärmte Metallplatte gelegt wird (um Unterschiede in den Lichtverhältnissen auszuschliessen), so erhält man eine Reaktion, von der Abb. 2 ein Beispiel gibt: die Larven sammeln sich ausnahmslos über der erwärmten Metallplatte an und kriechen da aufgereggt umher. *Der Wärmereiz löst also eine Aktivierung und eine taktische Orientierung aus.* Reaktionsunterschiede bei verschiedenem Alter der Larven konnte ich nicht feststellen.

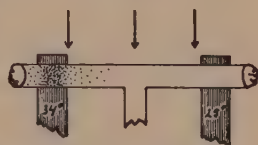


Abb. 2. Reaktion der Zeckenlarven auf Wärme. Unter dem linken Wahlarm liegt eine erwärmte, unter dem rechten eine nicht erwärmte Zinkplatte. (Pfeile = Lichtrichtung.) Anhäufung über der erwärmten Platte.

Bei Erniedrigung der Temperatur unter  $18-19^{\circ}$  beobachtete ich die auch von anderen Arthropoden bekannte Kältestarre: Taucht man die Versuchsröhre in Eiswasser, so werden die Larven sofort in Starre versetzt um erst bei  $19-21^{\circ}$  wieder lebendig zu werden; auch beim Verbleib im Kühlraum bei  $15^{\circ}$  werden sie starr.

### *Versuche über Hydrotaxis.*

Bei den Versuchen über Hydrotaxis wurde der abschliessende Wattebausch in einem der Wahlarme mit destilliertem Wasser angefeuchtet, der andere blieb trocken. *Boophilus*- und *Rhipicephalus*-larven, welche ohne Zugabe von Wasser aufgezüchtet waren, zeigten unter diesen Versuchsbedingungen eine deutliche positive Hydrotaxis, wie die Ansammlung beim feuchten Wattepfropfen in Abb. 3A klar erkennen lässt. Wenn ich dagegen die Larven



vorher im Zuchtröhrchen feuchtes Fliesspapier verabreichte, so blieben sie im Wahlapparat völlig indifferent (Abb. 3B).

Erwähnenswert ist, dass die reagierenden Larven sich zwar in der unmittelbaren Nähe der Reizquelle anhäufen, sich aber sorgfältig hüten für Berührung mit dem feuchten Pfropfen. Die Zeckenlarven benehmen sich also ganz anders als *Stomoxys* und *Lyperosia*, welche Berührung mit einer feuchten Reizquelle gar nicht vermeiden. Das Verhalten der Zeckenlarven ist in Übereinstimmung mit dem Befund von RIVNAY (1932), der bei *Cimex* trotz positiver Hydrotaxis ein Vermeiden der Berührung feuchter Gegenstände beobachtete.<sup>1)</sup> Dagegen sagt TOTZE, dass die Zecken in seinen Versuchen nicht nur positiv auf Wasser reagierten, sondern sich auch auf die feuchte Reizquelle setzten.

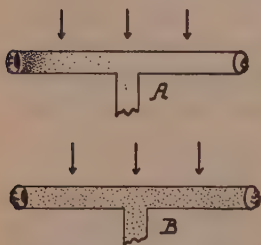


Abb. 3. Reaktion der Zeckenlarven auf Wasser. Der Wattepfropfen im linken Wahlarm ist angefeuchtet, rechts trocken (Pfeile = Lichtrichtung). A: Anhäufung von älteren Larven in der Nähe der Feuchtigkeit, jedoch keine Berührung. B: 2-4 Tage alte *Boophilus*-larven benehmen sich indifferent.

Bei meinen Versuchen stellte sich ferner heraus, dass *Boophilus*-larven von 2 und 4 Tagen alt noch nicht positiv hydrotaktisch reagierten, sondern sich gleichmässig über beide Röhren verteilten. Die positive Hydrotaxis war nur nachweisbar bei Larven von 7 Tagen und älter. *Rhipicephalus*-larven von 10 Tagen und älter waren immer positiv, jüngere Individuen dieser Art habe ich nicht untersucht.

Das indifferente Benehmen junger *Boophilus*-larven gegenüber Wasser ist, da die Fernperzeption von Wasser wahrscheinlich zum chemischen Perzeptionsvermögen gehört, vergleichbar mit der Indifferenz junger Zeckenlarven gegenüber Hautgerüchen (vgl. S. 410).

### Versuche über Geotaxis.

In manchen Hand- und Lehrbüchern wird angegeben, dass das Hinaufklettern von Zecken an Grashalmen, an deren Spitzen sie das Wirtstier abwarten, auf einen negativen Geotaxis beruhe.

<sup>1)</sup> Das besagt nicht, dass sie ein Wirtstier mit feuchter Haut nicht berühren werden, denn da überwiegen wohl die anziehenden Reize (Wärme, Geruch, usw.).



Es schien mir daher wertvoll, die geotaktische Orientierung bei meinem Versuchsobjekt näher zu prüfen und ich benutzte dazu *Boophilus*-larven von 2, 5, 7, 10, 11 18. und 26 Tagen sowie *Rhipicephalus*-larven von 6, 7, 12, 17 und 25 Tagen alt. Zuerst wurde die Versuchsröhre, bei horizontaler Stellung des Einlaufarmes, so geneigt, dass die Wahlarme eine Ecke von  $30^\circ$  mit dem Versuchstisch bildeten. Es zeigte sich jedoch keine Reaktion, alle Larven verteilten sich gleichmässig in dem nach unten und dem nach oben gerichteten Arm. Auf eine Ecke von  $45^\circ$  reagierten sie ebensowenig; und auch bei senkrechter Stellung der Wahlarme zeigten sie niemals, wie Abb. 4 wiedergibt, eine Orientierung zur Richtung der Schwerkraft. Obgleich die hungrigen Larven also *nicht auf die Schwerkraft reagieren*, darf dennoch nicht geschlossen werden, dass sie ganz unempfindlich für die Wirkung der Schwerkraft sind. Es ist nämlich bekannt, dass bei Arthropoden Propriozeptoren in den Beinen die durch das Körpergewicht zu Druckreiz transformierte Schwerkraft perzipieren; die geotaktische Orientierung wird demnach direkt vom Körpergewicht abhängig sein. So fand WEBER bei der Schweinelaus, dass die negative Geotaxis verschwand wenn er das Abdomen amputierte; BARNES u. SKINNER (1930) stellten bei der Ameise *Aphaenogaster* eine positiv geotaktische Orientierung fest, die stärker wurde jenachdem der Körper schwerer war. Es ist daher sehr wohl möglich, dass das geringe Körpergewicht bei hungrigen Zeckenlarven (und vielleicht auch bei hungrigen Nymphen und Imagines) nur einen unerschwelligen Reiz bildet. Bei vollgesogenen Individuen (besonders Weibchen) dagegen könnte das stark vergrößerte Gewicht einen Reiz bilden, auf den reagiert wird, denn vollgesogene Weibchen suchen zur Eiablage bekanntlich den Boden auf. Vielleicht wirken dabei negative Phototaxis und positive Geotaxis zusammen. Versuche darüber wurden noch nicht angestellt.

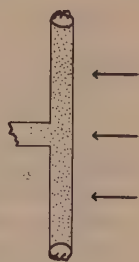


Abb. 4. Reaktion der Zeckenlarven auf die Schwerkraft bei senkrechter Stellung der Wahlröhren (Pfeile = Lichtrichtung). Die Larven verhalten sich indifferent.

#### *Versuche über Chemotaxis.*

Bei den Versuchen über den chemischen Sinn der Zeckenlarven

arbeitete ich mit Wattepfropfen, die an der Haut eines Rindes, eines Pferdes oder eines Menschen gerieben wurden, bis sie einen für den Experimentator wahrnehmbaren Geruch besaßen. Solcher Pfropfen wurde am Ende eines Wahlarmes eingesetzt, während am Ende des anderen Armes ein reiner Wattepfropfen kam. Um jede Störung durch Reagieren auf Feuchtigkeit zu vermeiden, arbeitete ich nur mit Tieren, die vorher im

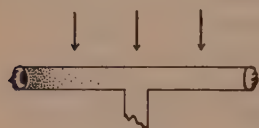


Abb. 5. Reaktion der Zeckenlarven auf Hautgeruch. Links ein feuchter, auf einem Rind abgeriebener Wattepfropfen, rechts ein feuchter Wattepfropfen (Pfeile = Lichtrichtung). Die Larven häufen sich nahe der Reizquelle an, ohne sie zu berühren.

Zuchtröhrchen feuchtes Fliesspapier zur Verfügung hatten und ausserdem wurden die Wattepfropfen in beiden Wahlarmen mit destilliertem Wasser benetzt. Der einzige Unterschied zwischen den beiden Armen wurde also durch den Hautgeruch gebildet.

Es ergab sich, dass *Boophilus*-larven von 2 und 4 Tagen sowie *Rhipicephalus*-larven von 3 Tagen alt sich den Hautgerüchen gegenüber völlig indifferent verhielten, da immer eine gleichmässige Verteilung im Apparat auftrat. *Boophilus*-larven von 10 Tagen und ältere, sowie *Rhipicephalus*-larven von 9 Tagen und

ältere zeigten sich jedoch deutlich positiv chemotaktisch, wovon Abb. 5 ein Beispiel bringt. Sie häufen sich an in der Nähe der Reizquelle ohne diese zu berühren (der Feuchtigkeit wegen). Unterscheidungsvermögen zwischen Pferde- und Rinderhaut konnte nicht festgestellt werden. Obgleich die Larven auch durch den Geruch der Menschenhaut deutlich angezogen wurden, wurde doch bei direkten Wahlversuchen zwischen Tier- und Menschenhautgeruch der Tiergeruch bevorzugt. Es darf demnach geschlossen werden, dass die untersuchten Zeckenlarven, ausgenommen in den ersten Lebenstagen, ein Fernperzeptionsvermögen für chemische Reize haben und zwischen dem Hautgeruch verschiedener Wirtstierarten unterscheiden können.

Auch TOTZE fand bei seinen Versuchen ein Perzeptionsvermögen für chemische Reize, welches, wie er nachwies, im Hallerschen Organ lokalisiert ist, da nach Amputation des ersten Beinpaars die Tiere nicht mehr reagierten. Bemerkenswert sind auch die von TOTZE und von mir beobachteten Bewegungen mit dem ersten Beinpaar: Larven schwenken ab und zu, Nymphen und Imagines immer das erste Beinpaar mit dem Haller-

schen Organ in der Luft hin und her, offenbar zur Witterung chemischer Reize. Die Vorderbeine sind also funktionell mit den Antennen der Insekten zu vergleichen!

Die von mir festgestellte Indifferenz der Larven in den ersten Lebenstagen gegenüber chemische Reize (und gegenüber Wasser, vgl. S. 408) steht in Einklang mit einer Mitteilung von HARTUNG (1935), der bei *Calliphora* beobachtete, dass 2–3 Tage alte Imagines noch nicht auf Gerüche reagieren. Vielleicht ist der chemische Sinn bei dem Schlüpfen noch nicht sofort voll entwickelt.

Versuche über den Geschmacksinn habe ich nicht ausgeführt. TOTZE ist der Ansicht, dass bei Zecken wahrscheinlich kein Geschmacksinn existiert, da sie z.B., von einem anziehenden Reiz angelockt, eine mit Essigsäure angefeuchtete Papierstrecke durchqueren. Das besagt aber nicht, dass sie die Essigsäure nicht schmecken, sondern nur dass der anziehende Reiz der Stärkere war. Auch TOTZE's Angabe, dass Zecken im Versuch verdünnte Essigsäure, Gelatine- oder Methylenblaulösung saugen, beweist nicht, dass sie diese Stoffe nicht schmecken. Zwar gibt er selbst an, dass sie von diesen Flüssigkeiten weniger aufnehmen als von Blut, führt das aber auf Darmreizung zurück. Nun wird jedoch Gelatinelösung wohl kaum den Darm so schädigen können, dass dadurch der Saugmechanismus gestört wird. Ich bin daher der Meinung, dass das weniger Aufnehmen von Gelatinelösung u.s.w. vielleicht doch durch einen Geschmackreiz ausgelöst wird. Auch habe ich bei *Lyperosia* und *Stomoxys* in der Gefangenschaft früher manchmal festgestellt, dass sie 10 % Schwefelsäure oder Kalilauge aufsaugten! Trotzdem verfügen diese Fliegen über einen Geschmacksinn. Die Nichtexistenz des Geschmacksinnes bei den Zecken bedarf daher m.A. noch weiterer Bestätigung.

#### WIE FINDEN DIE ZECKEN IHRE NAHRUNG?

Die oben genannten Versuche zusammen mit den Literaturangaben erlauben eine Beantwortung dieser Frage. Die ausgeschlüpften Larven werden die ersten Tage wahrscheinlich noch wenig aktiv sein, da sie geringe Lichtintensitäten bevorzugen und wenig auf chemische Reize reagieren. Nachher aber werden sie, durch positive Phototaxis gezwungen, an Grashalmen hinaufklettern und da den Wirt abwarten. Durch Erschütterung des Bodens und der Pflanzen bei der Annäherung

des Wirtes werden sie aktiviert; mit dem Hallerschen Organ nehmen sie den Hautgeruch des Wirtes wahr und in dichter Nähe spüren sie auch seine Hautwärme und -feuchtigkeit. Durch diese Reize veranlasst gehen sie auf das Wirtstier über, wo sie weiter auch gefesselt werden durch die günstige mechanische Beschaffenheit seiner Haut. Da TOTZE sowie HINDLE u. MERRIMAN feststellten, dass feuchte Wärme bei Zecken eine Stechreaktion auslösen kann, wird Wärme und Feuchtigkeit (vielleicht auch Geruch) der Wirtstierhaut den Stechakt hervorrufen. Stösst die Zecke auf ein Blutgefäß, so wird der Blutgeschmack (wenn perzipiert) das Saugen auslösen und damit ist die Nahrungsreaktion vollendet. *Diese Nahrungsreaktion bildet also, wie wir früher für Stomoxys und Lyperosia feststellten, auch bei den Zecken eine Reihe, von der jeder Teil durch bestimmte Reize ausgelöst wird.*

#### ZUSAMMENFASSUNG.

Mit Larven von *Rhipicephalus sanguineus* und *Boophilus annulatus* wurden sinnesphysiologische Untersuchungen ausgeführt in ähnlicher Wahanordnung wie sie früher bei *Stomoxys* und *Lyperosia* benutzt wurde.

Die Zeckenlarven besitzen einen Hautlichtsinn. Ältere Larven zeigen eine positive Phototaxis; Larven in der ersten Lebenswoche verhalten sich negativ gegenüber diffuses Tageslicht. Die Ursache dieses Verhaltens steht wahrscheinlich in direktem Zusammenhang mit der progressiven Pigmentierung der Haut.

Weiter zeigen die Larven eine positive Thigmotaxis, Empfindlichkeit für Erschütterungsreize, eine positive Thermotaxis und eine positive Hydrotaxis, wobei sie jedoch Berührung mit feuchten Gegenständen sorgfältig vermeiden. Auch besteht ein Fernperzeptionsvermögen für chemische Reize, indem die Tiere Hautgeruch von Pferd, Rind und Mensch wahrnehmen. Nur in den ersten Lebenstagen reagieren sie nicht auf Hautgeruch oder Wasser. Geotaktische Orientierung konnte bei hungrigen Larven nicht festgestellt werden.

In der Natur wird die Nahrungsreaktion wahrscheinlich auf folgende Weise ausgelöst: Durch positive Phototaxis klettern die Tiere auf Grashalmen hinauf, durch Erschütterung der Pflanzen und des Bodens bei der Annäherung des Wirtstieres werden sie aktiviert, durch Perzeption von Geruch, Feuchtigkeit und Wärme haften sie sich an das Wirtstier. Feuchtigkeit, Wärme (und



Geruch) der Haut rufen Stechbewegungen hervor, und schliesslich wird vielleicht der Blutgeschmack die Saugreaktion auslösen.

## LITERATUR.

- BARNES, T. C. u. B. F. SKINNER (1930): The progressive increase in the geotropic response of the ant *Aphaenogaster*. J. gen. Psychol. **4**, 102.
- COLAS-BELCOUR, J. (1929): Ponte et éclosion des Ornithodores: leur élevage. Arch. Inst. Pasteur Tunis, **18**.
- HARTUNG, E. (1935): Untersuchungen über die Geruchsorientierung bei *Calliphora erythrocephala*. Z. vergl. Physiol. **22**, 119.
- HINDLE, E. u. G. MERRIMAN (1913): Sensory perception of *Argas persicus*. Paras. **5**, 203.
- KRIJGSMAN, B. J. (1930): De gastheerkeuze van bloedzuigende Arthropoden. I. *Stomoxys calcitrans*. N.I. Bladen v. Diergeneesk. **42**, 56.
- KRIJGSMAN, B. J. (1930): Reizphysiologische Untersuchungen an blutsaugenden Arthropoden im Zusammenhang mit ihrer Nahrungswahl. I. Teil: *Stomoxys calcitrans*. Z. vergl. Physiol. **11**, 702.
- KRIJGSMAN, B. J. (1930): Zintuigphysiologische proeven met bloedzuigende Arthropoden. Natuurwetensch. Tijdschr. **12**, 101.
- KRIJGSMAN, B. J. u. G. L. WINDRED (1930): De gastheerkeuze van bloedzuigende Arthropoden. II. *Lyperosia exigua*. N.I. Bladen v. Diergeneesk. **42**, 110.
- KRIJGSMAN, B. J. u. G. L. WINDRED (1930): Reizphysiologische Untersuchungen an blutsaugenden Arthropoden im Zusammenhang mit ihrer Nahrungswahl. II. Teil: *Lyperosia exigua*. Z. vergl. Physiol. **13**, 62.
- KRIJGSMAN, B. J. u. G. L. WINDRED (1931): Physiologisch-öcologische onderzoeken over *Lyperosia exigua*. Deel I: De relatie tusschen devolwassen *Lyperosia* en zoogdierfaeces. N.I. Bladen v. Diergeneesk. **43**, 113.
- KRIJGSMAN, B. J. u. G. L. WINDRED: The host preference of *Lyperosia exigua*. Commonw. of Australia. Counc. Sc. a. Industr. Res. Pamphl. Nr. 43.
- KRIJGSMAN, B. J. u. G. L. WINDRED: The relation between the adult *Lyperosia exigua* and mammalian faeces. Commonw. of Australia. Counc. Sc. Industr. Res. Pamphl. Nr. 43.
- RIVNAY, E. (1932): Studies in tropisms of the bed bug *Cimex lectularius*. Paras. **24**, 121.
- RUDOLFS, W. u. J. B. LACKEY (1929): Effect of food upon phototropism of mosquito larvae. Amer. J. Hyg. **10**, 245.
- SGONINA, K. (1935): Die Reizphysiologie des Igelvlohes (*Archacopsylla erinacei*) und seiner Larve. Z. Parasitenk. **7**, 539.
- TOTZE, R. (1933): Beiträge zur Sinnesphysiologie der Zecken. Z. vergl. Physiol. **19**, 110.
- WEBER, H. (1929): Biologische Untersuchungen an der Schweinelaus unter besonderer Berücksichtigung der Sinnesphysiologie. Z. vergl. Physiol. **9**, 564.
- WELSH, J. H. (1931): Specific influence of the host on the light responses of parasitic watermites. Biol. Bull. **61**, 497.



# BEOBACHTUNGEN ÜBER DAS BENEHMEN EINES GRAUEN GIBBONS (HYLOBATES LEUCISCUS).

VON

**B. J. KRIJGSMAN und J. KRIJGSMAN-TIESSEN.**

AUS DEM INSTITUT F. VERGL. PHYSIOL. DER REICHUNIVERSITÄT UTRECHT.

Vorliegende Mitteilung hat nicht die Absicht, tierpsychologische Probleme zu lösen oder theoretisch zu erörtern. Sie will nur einige Angaben bringen über die Lebensgewohnheiten und psychischen Fähigkeiten eines zahmen Gibbons, den wir fast vier Jahre in Buitenzorg (Java) als Haustier täglich beobachten konnten. Da, wie zB. aus der Monographie von YERKES (1929) hervorgeht, der Gibbon in psychobiologischer Hinsicht weit weniger bekannt ist als die anderen anthropoiden Affen, scheint uns die Veröffentlichung unserer Erfahrungen, welche ein Tier im Alter von  $1\frac{1}{2}$  bis 5 Jahren betreffen, nicht überflüssig.

## BEMERKUNGEN ÜBER DIE HALTUNG IN DER GEFANGENSCHAFT

Wir kauften das Tier, ein Weibchen, dessen Alter wir auf anderthalb Jahr schätzten <sup>1)</sup>, von einem Eingeborenen, der es sehr jung gefangen und schon einige Monate in der Gefangenschaft gehalten hatte. Die nachdenkliche und „philosophische“ Miene, die der Gibbon zeigen konnte, veranlasste uns, ihn trotz seiner Weiblichkeit „Plato“ zu nennen. „Plato“ wurde in unserem Garten an eine vier Meter lange Kette gelegt, welche einerseits mit Krampe und Vorlegeschloss an einem Baum und anderseits mit einem Lederband um die Lende des Tieres befestigt war. Auf diese Weise hatte „Plato“ Gelegenheit, sich auf dem Rasen und in den unteren Ästen des Baumes zu bewegen. Obgleich sie zwischen den Ästen ihren akrobatischen Neigungen nachgeben konnte, konnte sie nicht so hoch klettern, dass die Kette sich in den Ästen verwirrte. Da der Baum das

---

<sup>1)</sup> Vier Jahre später war noch keine Menstruation eingetreten.

ganze Jahr hindurch Blätter trug, hatte sie immer die Wahl zwischen Schatten und Sonnenschein. Am Stamm war etwa 2 Meter über dem Boden eine Kiste befestigt, in der sie sich vor Regen und Wind schützen konnte.

In den ersten Tagen war „Plato“ ausserordentlich scheu. Kam man ihr nahe, so wollte sie beißen, schrie und defäzierte vor Angst und flüchtete in den Baum; ihr Futter wollte sie nicht aus unserer Hand annehmen. Nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es uns durch sanftes Zureden ihr mit einem Kamm zu nähern und ihre Haare zu kämmen. Anfangs machte sie dabei eine ängstliche Miene; sie beruhigte sich jedoch allmählich, da diese Behandlung ihr angenehm war und liess sich schliesslich mit offensichtlichem Genuss weiter kämmen<sup>1)</sup>. Durch eine Umarmung zeigte sie darauf, dass wir ihre Freundschaft gewonnen hatten. Auf schnelle und unerwartete Bewegungen sowie lautes Reden unsererseits reagierte sie aber noch einige Tage mit Zurückweichen.

Nach völliger Gewöhnung entwickelte „Plato“ sich zu einem lebensfrohen jungen Tier, das den ganzen Tag unermüdlich im Baum und auf dem Boden spielte und offenbar keineswegs von den durch die Kette gestellten Beschränkungen ihres Aktionsradius gehindert wurde. Schutz gegen Regen und Wind suchte sie nur selten; nur in kalten Nächten mit starkem Regen schlief sie in der Kiste, sonst immer in einer von Ästen gebildeten Gabel im Baum. Das stimmt mit den Angaben von YERKES (1929) überein, dass der Gibbon im Freien keinen Versteck zum Schlaf und Schutz baut. Freilich hatte sie das erste Jahr bei kaltem Wetter gern eine Decke, in der sie sich ganz einhüllte; später wollte sie diese nicht mehr benutzen.

„Plato“ behielt bei dieser Behandlung eine gute Gesundheit, nur einmal bekam sie nach Erkältung Durchfall mit Bauchschmerzen, was mit Karlsbadsalz schnell geheilt wurde. Die unangenehm schmeckende Arznei schluckte sie ohne Widerstreben, auch Verletzungen liess sie immer ohne Gegenwehr mit Salbe einreiben.

Es ist auffallend, dass auch in ihrer Heimat Java die gefangenen Gibbons oft zugrunde gehen. Zum Teil liegt das wohl daran, dass man sie oft in einem Käfig oder an einer zu kurzen

---

<sup>1)</sup> HARLAN (zit. bei YERKES, 1929) gibt schon an, dass Gibbons gern gekämmt und gebürstet werden.

Kette (häufig am Hals befestigt!) hält. Sogar in geräumigen Käfigen sieht man sie trauernd in einer Ecke sitzen; auch „Plato“ zeigte eine deutliche Abneigung für Käfige. Als sie nämlich einmal einige Tage in einem (sehr grossen) Käfig verbleiben musste, zeigte sie, obgleich sie da mit einem jungen befreundeten Artgenossen zusammen war, wenig Lust zum Spiel und biss fortwährend in das Drahtgeflecht. Wurde sie herausgeholt, so zeigte sie ihre Freude durch kleine Laute und Sprünge; aber jedesmal wenn sie wieder hineingebracht wurde, widerstrebte sie aufs Äusserste. Beim Festlegen an die Kette widerstrebte sie niemals; sie liess sich, wenn sie einige Stunden im Haus gespielt hatte, gehorsam den Riemen umlegen. Wurde sie im Garten von der Kette befreit, so dachte sie nicht daran zu fliehen, sondern kam gleich ins Haus oder spielte ruhig in ihrem Baum weiter. Wir dürfen demnach schliessen, dass die von uns gefolgte Behandlungsweise für diesen stark bewegungsbedürftigen Affen richtig und günstig war.

#### ERNÄHRUNGSWEISE.

Als Nahrung bekam „Plato“ vorwiegend Bananen, von denen sie besonders die etwas säuerlich schmeckenden Arten liebte. Weiter hatte sie alle Früchte gern, welche nicht zu süss waren (Apfel, Apfelsine, Mangga, usw.); auch Tomaten waren sehr beliebt. Kerne von kleineren Früchten verschluckte sie öfters, offenbar ohne nachteilige Folgen. Daneben waren trockene gekochte Kartoffeln ein besonders beliebtes Essen, welches häufig in solcher Eile verschlungen wurde, dass es ihr im Schlund stecken blieb und Beklemmungen verursachte. Schokolade, Brot, gekochte Bohnen, Gemüse und Reis nahm sie nur, wenn sie nichts Besseres bekam; auch trockene Kuchen fester Konsistenz liebte sie nur mässig; weichen Biskuit dagegen hatte sie gern.

Tierische Nahrung wie rohes oder gekochtes Fleisch, Eier und sogar Milch wollte sie, trotz wiederholter Versuche unsererseits, bestimmt nicht essen. Fliegen und Heuschrecken wurden zwar gefangen und totgebissen, jedoch nicht aufgegessen. Das Benehmen von „Plato“ stimmt in dieser Hinsicht nicht überein mit den Literaturangaben über tierische Nahrung von Gibbons (YERKES 1929).

Auffallend war weiter, dass sie Nahrung, welche ihr nicht gut

bekam und demnach wieder ausgebrochen wurde (zB. fette Nüsse), nachher ständig verweigerte. Die einmalige Erfahrung genügte in diesem Fall zur langdauernden Erinnerung. So hatte sie einmal Nüsse vom Gummibaum (*Hevea*) gegessen und wieder ausgebrochen. Den nächsten Tag wollte sie diese Nüsse nicht mehr essen und als wir ihr ungefähr ein Jahr später wieder dergleiche Nüsse vorlegten, verweigerte sie diese ebenfalls.

Vomieren trat bei „Plato“ übrigens nur selten auf, war immer die Folge ungeeigneter Nahrung oder Nervösität, wobei sie sich offensichtlich unwohl fühlte. Dies stand in schroffem Gegensatz zum Benehmen eines Makaken (*Macacus ira*), den wir gleichfalls als Haustier im Garten hielten. Dieser letzte erbrach sich eigentlich täglich, spie die aufgestossenen Auswürfe meistens aber nicht aus, sondern kaute und verschluckte sie nochmals. Es machte stark den Eindruck, dass beim Makaken ein normaler Vorgang, eine Art Wiederkauen, stattfand.

„Plato“ trank täglich reichlich Wasser, das sie niemals (wie durch andere Autoren beschrieben) durch Eintauchen der Hand und nachfolgendem Ablecken zu sich nahm, sondern immer vorübergeneigt direkt mit dem Mund aufsaugte. Manchmal nahm sie die Trinkschale auf und versuchte diese nach dem Mund zu bringen, tat das aber so ungeschickt, dass fast alles Wasser verloren ging. Auch nahm sie die Trinkschale ab und zu mit in den Baum, um da weiter zu trinken, verlor dann aber beim Hinaufklettern schon den ganzen Inhalt. Warmen Tee liebte sie, Limonade nur mässig.

Nach dem Regen nahm sie die sich an den Ästen ansammelnden Tropfen mit der Hand ab und leckte sie auf. Dazu wurde sie nicht von Durst getrieben, denn sie tat es auch, wenn sie kurz vorher reichlich getrunken hatte. Auch haben wir beobachtet, dass sie, wenn es regnete, mit geöffnetem Munde und gestreckter Zunge Tropfen aufzufangen versuchte.

#### BEWEGUNG.

Die Bewegung in den Bäumen wurde bereits durch frühere Beobachter (zit. bei YERKES 1929) eingehend beschrieben. Einiges sei noch hinzugefügt: „Plato“ bewegte sich im Baum mit genau abgestimmter Gleichgewichtserhaltung unter äusserst geschickter und eleganter Benutzung des Körpergewichts beim Schwenken;



sie irrte sich niemals im Abschätzen des Abstandes. Bei ihren blitzschnell aufeinanderfolgenden Sprüngen benahm sie sich vollkommen unbekümmert und zeigte sogar bei den kühnsten Sprüngen keine Spur von Unentschlossenheit. Manchmal beobachteten wir, wie sie während des Sprunges ihre Richtung in der Luft änderte durch rückweises Schwenken mit Armen und Beinen <sup>1)</sup>. Das fehlerlose und pünktliche Umklammern der Äste wird bedeutsam erleichtert, indem Hände und Füße, stärker noch als bei anderen Antropoiden, wie Zangen wirken, die sich bei Berührung sofort schliessen. Die „Fusszangen“ sind in Abb. 2A, 2C und 2D deutlich sichtbar. Beim verwandten Siamang (*Hylobates syndactylus*) und anderen Arten ist diese Zangenbildung durch Verwachsen des zweiten und dritten Fingers auch anatomisch verwirklicht.

Vor dem Abstürzen hatte „Plato“ nicht nur gar keine Angst, sondern sie blieb auch völlig gleichgültig, wenn sie wirklich fiel. Im Übermut des Spieles liess sie sich nämlich oft von beträchtlicher Höhe (etwa vier Meter) fallen und schlug dann manchmal dumpf mit dem Kopf gegen den Boden auf. Das tat ihr offenbar gar nicht weh, da sie sofort lustig weiter spielte.

Nach manchen Literaturangaben bewegt der Gibbon sich beim Aufrechtgehen auf den Hinterbeinen sehr ungeschickt. „Plato“ konnte jedoch sicher und schnell auf den Hinterbeinen gehen, wobei sie zwar zur Erhaltung des Gleichgewichtes fortwährend mit den Armen balancierte, die Beine aber etwa wie der Mensch im Schnelllauf bewegte. Abb. 1 gibt einen Eindruck ihrer Haltung beim Aufrechtgehen. Dem widerspricht nicht, dass sie nicht gern längere Zeit aufrecht ging. Spazierten wir mit ihr, so wollte sie bald getragen werden oder sie umklammerte unsere Beine und liess sich so mit-schleppen.

Ermüdung zeigte „Plato“ fast nie, den ganzen Tag spielte sie unablässig weiter. Nur an sehr heissen Tagen hörte sie ab und zu mit ihrem Spiel auf, um sich im Gras an einer beschatteten Stelle bequem auszustrecken.

Ihre übliche Schlafstelle hatte sie im Baum, wo sie die Nacht zusammengekauert verbrachte. Manchmal schlief sie

---

<sup>1)</sup> Die erstaunlich schnelle und effektive Fortbewegungsart des Gibbons ist in der Natur ohne Zweifel ein wichtiger Faktor zur Selbsterhaltung; die Flucht vor dem Feind ist seine stärkste Waffe.



auch im Zimmer auf einem Kissen; sie legte sich dann genau wie der Mensch in Schlafstellung auf eine Seite <sup>1)</sup>).

Eine spontane Rechts- oder Linkshändigkeit zeigte „Plato“ nicht, wie wir durch fortgesetzte Beobachtung feststellten.

#### DEFÄKATION, HARNABGABE, REINLICHKEIT.

Kot entleerte sie im Baum hängend oder auf dem Boden kauend. Harnen tat sie immer im Baum hängend, hielt, wie auch bei anderen Affen üblich, eine Hand darunter und leckte diese ab. Die Bedeutung dieser Handlung ist uns unklar (salziger Geschmack?); Durst war sicher nicht die Ursache, da sie ebenso handelte, wenn reichlich Trinkwasser zur Verfügung stand. Ihre Schlafkiste beschmutzte sie nie, in unseren Zimmern entfaltete sie jedoch keine Reinlichkeit und lernte diese trotz vieler Bemühungen nicht.

Ihren Kot berührte sie nicht, manchmal roch sie daran und kehrte sich dann mit einer sehr menschlichen zimperlichen Miene davon ab. Trat sie versehentlich in den Kot, so versuchte sie das schmutzige Bein im Gras oder am Baum wieder rein zu wischen.

Ihre Haut hielt sie ziemlich rein, Schlamm und Staub versuchte sie durch kratzen und lecken zu entfernen. Das bei anderen Affen übliche „Lausen“ tat sie nicht, weder bei sich selbst noch bei anderen Tieren. Wir kämmten und bürsteten sie regelmässig; war sie zu schmutzig, so wurde sie mit warmem Wasser und Seife gewaschen. Das war ihr aber sehr unangenehm: sobald sie das Wasser auf ihre Haut fühlte, fing sie aus vollem Halse zu schreien an und widerstrebte wie rasend <sup>2)</sup>). Das Abtrocknen dagegen war ihr sehr angenehm; einmal wieder rein und trocken zeigte sie sich munter und zufrieden, was durch einen zu dieser Stimmung passenden Sologesang geäussert wurde.

Einen spezifischen Hautgeruch besass sie, jedenfalls für die

---

<sup>1)</sup> Unser Makak, der im Garten einen anderen Baum bewohnte, hatte sich, obgleich bequemere Schlafstellen vorhanden waren, einen dünnen Zweig ausgesucht, an dem er hängend schlief.

<sup>2)</sup> Im Regen wird der Gibbon, wie auch die meisten anderen Tiere, nicht nass bis auf die Haut; die Regentropfen bleiben auf den Haaren liegen und werden leicht abgeschüttelt.

menschliche Nase, nicht. Ihr Hautgeruch war, sogar bei starkem Schwitzen, schwach und nur unbestimmt tierisch.

#### STIMME.

Das Rufen des Gibbons wurde von BOUTAN (1914) in vorzüglicher Weise aufgezeichnet; alle von ihm bei *Hylobates leucogenys* beschriebenen, zu verschiedenen Gemutsstimmungen passenden Laute stellten wir auch bei „Plato“ fest. Wir können somit auf seine (auch bei YERKES (1929) wörtlich zitierte) Beobachtungen verweisen, wollen nur noch hinzufügen, dass in Übereinstimmung mit WELCH (1929) auch bei „Plato“ der Anfangston des Rufens ein e war, daran anknüpfend folgte die von WELCH aufgezeichnete chromatische Passage, der Übergang zwischen zwei Tönen immer glissando. Bei der Bildung der tieferen Töne spielten die Lippen eine Rolle, bei den höheren Tönen nicht, da sie dann den Mund weit öffnete.

#### SINNLICHE ORIENTIERUNG.

Die Gehörsempfindungen spielten im Leben von „Plato“ eine wichtige Rolle. Sie kannte und erkannte unsere Stimmen, auch wenn sie uns nicht sehen konnte. Auf die Anwesenheit von fremden Personen im Haus reagierte sie schon mit Unruhe, bevor sie sie gesehen hatte: sie hörte die fremden Stimmen. Mit Personen, welche eine grelle Stimme besaßen, wurde sie nie richtig befreundet. Auf jeden plötzlichen und starken Laut erschreckte sie heftig. In unseren Stimmen unterschied sie Nuancen, wobei es sich tatsächlich um die Stimmnuancen und nicht etwa um unwillkürliche Änderungen unseres Gesichtsausdruckes handelte. Das stellten wir fest, indem wir uns im nahegelegenen Zimmer so aufstellten, dass sie uns nicht sehen konnte. Auf scharfe Befehle reagierte sie dann mit einer ängstlichen Miene und Zusammenkauern; bei freundlichem und munterem Zureden guckte sie erwartungsvoll nach der Tür, ob wir nicht zum Spiel erschienen und machte einstweilen einige Sprünge; bei sanftem Zureden gab sie kleine freundliche Laute von sich, genau wie bei einer Umarmung.

Für Klavierspiel hatte sie gar kein Interesse, was mit den Erfahrungen von BOUTAN übereinstimmt.

Erwähnenswert ist weiter, dass „Plato“ das Geräusch unter-

scheiden konnte, welches ein Vorratschrank, in dem ihre geliebten Biskuits aufbewahrt wurden, beim Öffnen von sich gab. Hörte sie dieses Geräusch, so stellte sie ihr Spiel ein, wurde aufmerksam und wartete, bis man ihr den Leckerbissen brachte. Dass hier nicht die Gewöhnung an einer bestimmten Tageszeit vorlag, zeigte sich durch Versuche zu verschiedenen Tagesstunden, welche sie ausnahmslos positiv beantwortete. –

Der Gesichtssinn spielt beim Gibbon selbstverständlich eine entscheidende Rolle, da er ausschlaggebend ist für das Abstandschätzen bei der Fortbewegung in den Bäumen. An „Plato“ beobachteten wir ferner, dass sie durch unerwartete Bewegungen unsererseits erschreckt wurde. Für glitzernde Gegenstände (Brille, Füllfederhalter, usw.) hatte sie, im Gegensatz zu den meisten Affen, kein besonderes Interesse. Auf Änderungen unserer Kleidung (Farbe, Regenmantel, usw.) reagierte sie auch nicht. Fremde Personen waren schon Feinde bevor sie etwas gesagt hatten; diese waren demnach nicht nur akustisch, sondern auch optisch fremd. –

Die Bedeutung des Geruchssinnes ist wahrscheinlich nicht gross. Riechen tat „Plato“ nur selten, an unbekanntem Futter roch sie fast nie, doch prüfte es vorsichtig mit der Zunge, in Gegensatz zu unserem Makak, der immer misstrauisch an jeder unbekannten Nahrung roch.

#### SPIEL.

„Plato“ spielte fast den ganzen Tag, sprang im Baum hin und her, führte allerhand akrobatische Kunststücke aus, rannte im Gras und purzelte herum. Hatte sie irgend einen Gegenstand, zB. einen grossen runden Stein, ihre blecherne Trinkschale oder einen Tennisball zur Verfügung, so hatte sie ganz besonders Spass. Diese Dinge schleuderte sie fort, warf sich wieder darauf und bearbeitete sie mit Händen, Füßen und Zähnen wie eine junge Katze. Mit ihrer Trinkschale schlug sie oft anhaltend gegen den Baum und erzeugte dadurch einen kräftigen Lärm; wir bezweifeln aber, ob diese Lärmerzeugung wirklich ihr Zweck war, da sie mit anderen Gegenständen ebenso handelte.

Wenn wir mit ihr spielten, freute sie sich ganz besonders. Spielerisch mit den langen Armen schlagen und beissen, an die Kleider zerren, an uns heraufklettern und aus dem Baum auf uns herunterspringen, das alles wiederholte sie unermüdlich

und wurde dabei allmählich wilder und weniger rücksichtslos. In der Aufregung des Spieles führte sie dann oft als Ausdruck höchster Freude eine Art von Tanz aus, indem sie mit halb geschlossenen Augen und schwenkenden Armen wie ein Betrunkenener torkelnd herumsprang und sich täppisch auf den Boden fallen liess. Kitzeln unter den Armen veranlasste sie immer zu sehr wildem Spiel. Auch machte sie oft, manchmal beim Einladen zum Spiel, einen vollständigen Salto mortale, immer nach hinten. Warf man ihr einen Ball zu, so versuchte sie, freilich sehr ungeschickt, diesen zurückzuwerfen, wartete, ob wir ihn zurückwarfen und versuchte auch zu fangen. Dieses Ballspiel konnte jedoch nur kurz ihre Aufmerksamkeit fesseln.

#### ANDERE SPONTANE HANDLUNGEN.

Wie bei anderen Affen waren auch bei „Plato“ Neugier und Lust zur Vernichtung sehr stark entwickelt. Sie versuchte alles mit Händen und Zähnen zu zerfetzen. War sie frei im Haus, so musste sie scharf beobachtet werden, sonst warf sie unsere Vasen zu Boden und zerriss die Gardinen.

Haarige und warme Gegenstände (Decken, Kissen und dergl.) presste sie unter leisem Stöhnen und in zarter Umarmung gegen ihren nach vorn gedrückten Bauch. Vielleicht hatte diese Handlung eine sexuelle Bedeutung (vgl. weiter unten).

Rhythmische Tanzbewegungen, bekannt bei Schimpansen und Gorilla, haben wir bei „Plato“ nie beobachtet. Das Herumtorkeln vor Freude beim Spiel ist u.A. nicht mit dem rhythmischen Tanzen anderer Anthropoiden vergleichbar.

Werfen mit Steinen, wie andere Affen manchmal im Zorn tun, tat „Plato“ auch nicht. Zwar schleuderte sie beim Spiel manchmal Steine von sich, das war aber nicht mit der Absicht jemand zu treffen, da sie es auch tat wenn sie allein war.

Zorn und damit verbundener Agressivität haben wir bei „Plato“ fast nie beobachtet. Beissen tat sie nur in grösster Not aus Angst, zornig und aggressiv war sie nur bei der Verteidigung einer beliebten Person. Das bei anderen Affen vorkommende schnelle Umschlagen von Angst und Schüchternheit zu Wut existierte bei ihr nicht; sie strebte immer nach gutem Einvernehmen mit ihrer Umgebung, war ohne Launen und vollständig zuverlässig. Wenn sie nicht rechtzeitig ihr Futter bekam, wurde



sie ungeduldig, was sie durch Unruhe und dringendes Rufen anzeigte. Niemals aber geriet sie dabei in Zorn.

Als Ausdruck ihrer Freundschaft und Zärtlichkeit berührte sie unsere Hand mit der Zunge; auch Gegenstände die ihr sehr angenehm waren (zB. ein wolliges Kissen) wurden auf solche Weise beglückt.

Beim Kitzeln unter den Armen stöhnte sie mit schnell aufeinander folgenden, kurzen Lauten, wobei sie die Zähne entblösste. Wir glauben, dass dieses „Schlucken“ mit Lachen vergleichbar ist.

Wie bei anderen Affen wurde ihre Darmperistaltik stark durch Emotionen beeinflusst; nach jeder mit Angst verbundenen grossen Aufregung zeigte sie Durchfall oder erbrach sich.

#### MIMISCHE EXPRESSION.

Das Mienenspiel von „Plato“ zeigte mannigfache Abwechslung. Deutlich unterscheidbar waren:

1) Zufriedenheit, Freundlichkeit und Zärtlichkeit. Die Gesichtsmuskeln sind vorwiegend in Ruhe, auch in der Haltung des Körpers und der Extremitäten liegt eine gewisse Abspannung. Abb. 2A gibt davon ein Beispiel. Wenn die Zärtlichkeit überwog, so brachte sie ihre Lippen nach vorn (sehr gut in dem von YERKES auf S. 70 seines Buches wiedergegebenen Photo nach KRAUSE erkennbar) und gab kleine zutraulich klingende Töne von sich.

2) Freude. Die Augen werden in eigentümlicher Weise nach oben gedreht, die Lider sind halb geschlossen. Manchmal entblösste sie auch die Zähne durch Aufsperrn der Lippen. Diese Stimmung wurde oft vom oben beschriebenen betrunkenen „Tanzen“ begleitet.

3) Aufmerksamkeit und Staunen. Augen weit geöffnet, gespannter Gesichtsausdruck, Körper handlungsbereit. In Abb. 2B blickt sie aufmerksam, doch ohne Spur von Angst, nach einem Vogel im Baum. In der von YERKES (1929, S. 67) wiedergegebenen „interest and surprise“ darstellenden Abbildung ist u.A. auch etwas Angst vorhanden.

4) Angst und Schrecken. Augen weit aufgesperrt, verzerrte Miene, Mund etwas geöffnet, Körper handlungsbereit. Die Abb. bei YERKES (S. 68) gibt diese Emotion sehr gut wieder.

5) Zorn. Die Haare des Kopfes und der Gesichtspерipherie



stehen aufrecht, die Augen funkeln, der Kopf ist etwas nach vorn und zwischen den Schultern gerückt, der Mund steht ziemlich weit offen, Körper handlungsbereit.

6) Schalkhaftigkeit. Gleicht etwas der zornigen Miene, der Mund ist jedoch geschlossen und die Kopfhaltung normal.

7) Kummer und Schmerz. Wird wiedergegeben durch Abb. 2C und 2D. Blick meistens zu Boden gerichtet, Augen nicht besonders weit geöffnet, Gesichtsmuskeln vorwiegend in Ruhe, feine Runzeln zwischen den Augen, Kopf etwas gesenkt, Körper in Ruhe, wenig Interesse für die Umgebung, Reaktionsgeschwindigkeit herabgesetzt.

Diese Stimmungen wurden noch deutlicher durch die dazugehörenden Laute, welche schon von BOUTAN beschrieben wurden. Da wir das Tier gut kannten, machte die Beurteilung ihrer Stimmung uns keine Schwierigkeiten und wir irrten uns darin nie. Jedoch war das Mienenspiel von „Plato“ für Fremde weniger deutlich, auch die hier veröffentlichten Photos, die wir verschiedenen Bekannten zeigten, wurden (besonders A und B) von ihnen fast nie richtig gedeutet. Da die durch KOHTS (s. YERKES, S. 280) veröffentlichten verschiedenen Mimiken eines Schimpansen nach FOLEY (1915) durch Studenten gleichfalls verschieden beurteilt wurde, so scheint zum richtigen Verstehen des Mienenspiels eine längere Beobachtungszeit und eine gute Bekanntschaft mit dem betreffenden Tier notwendig zu sein.

Im Gegensatz zum Gibbon sind die Ausdrucksmöglichkeiten beim Makaken viel geringer. Bei unserem Makaken unterschieden wir eigentlich nur Lust und Unlust und erkannten diese Stimmungen nicht einmal immer richtig. Denn, obgleich wir auch ihn während längerer Zeit täglich beobachteten, irrten wir uns doch ab und zu in seiner Stimmung und wurden dann durch Wutanfälle überrascht.

#### DAS VERHALTEN ZU ANDEREN TIEREN.

Vor jedem fremden Tier hatte „Plato“ Angst, ungeachtet dessen Grösse oder Agressivität. Ein Kaninchen, eine Ziege und ein kleiner Hund, die sich in unseren Garten verirrt, wurden mit lautem Angstgeschrei „begrüsst“. Schlangen besorgten ihr (im Gegensatz zu der Angabe von MITCHELL (1929)) eine ganz besondere Angst und Aufregung. Aber auch vollkommen un-



Abb. 1. Übliche Haltung beim Aufrechtgehen.



A



B



C



D

Abb. 2. Verschiedene Mimiken. A: Freundlichkeit. B: Aufmerksamkeit. C und D: Kummer.

B. J. KRIJGSMAN und J. KRIJGSMAN-TIESSEN. Beobachtungen über das Benehmen eines grauen Gibbons (*Hylobates leuciscus*).



schuldige Käfer, Raupen, Regenwürmer und ähnliche kleine Tiere gaben Anlass zu einem verzweiferten Geschrei.

Mit unseren anderen Haustieren, an denen „Plato“ sich gewohnt hatte, wollte sie gern Freundschaft schliessen und spielen. Die Katzen wollten aber, wie oft sie sie auch zum Spiel einlud, alsbald nichts mehr mit ihr zu tun haben, da sie sie am Schwanz mit in den Baum zu nehmen pflegte. Eine junge Otter wurde zärtlich umarmt, jedoch so kräftig, dass auch dieses Tier nachher ausser Reichweite blieb. Mit einem jungen männlichen Artgenossen, mit dem „Plato“ gelegentlich in einen Käfig eingesperrt wurde, befreundete sie sich nach einer Stunde von Schreien und Kämpfen.

Ihr Spiegelbild liebte sie sehr: sie stöhnte vor Zärtlichkeit, berührte den Spiegel mit der Zunge und umarmte diesen. Sie suchte auch hinter dem Spiegel, verlor aber das Interesse, als sie den Freund nicht fand. BOUTAN beschrieb ähnliche Handlungen. Das Interesse für ihr Spiegelbild war nicht so ausgeprägt, dass sie, wie der Gorilla von YERKES (1927), den Spiegel mit Gewalt und List im Besitz halten wollte.

#### DAS VERHALTEN ZU DEN MENSCHEN.

Mit Kindern benahm „Plato“ sich ungefähr wie mit Tieren. Nach Überwindung der ersten Angst gab sie Zeichen, Freundschaft schliessen zu wollen und lud zum Spiel ein. Sie hatte für Kinder jedoch keinen Respekt, da sie ihnen nicht gehorchte; Kinder waren für „Plato“ nur Spielgenossen.

Mit Erwachsenen geriet sie weit langsamer in Freundschaft und nahm dabei nach der ersten Angstperiode eine mehr abwartende Haltung an. Beschleunigen konnten wir den Annäherungsprozess dadurch, dass wir die fremde Person zu ihr brachten, ihr freundlich auf die Schulter tappten und „Plato“ ruhig zuredeten. Dann kam sie manchmal dazu, den Fremden mit der Zunge zu berühren, blieb aber auch dann noch viele Tage auf ihrer Hut.

Zu uns berahm sie sich ausserordentlich zärtlich und hatte Freude und Bedürfnis an unserer Anwesenheit. Hatte sie uns lange (d.h. einige Stunden!) nicht gesehen, so wurde sie traurig und fing zu rufen an. Sie reagierte auch sehr stark auf unseres Benehmen: Spielten wir wild mit ihr, so wurde sie schalkhaft und wild; redeten wir sie leise zu und gingen wir nicht auf ihre

Einladungen zum Spiel ein, so wurde sie zärtlich und umarmte uns. Durch fortgesetztes wildes Spiel wurde sie unruhig und nervös. Bei dem Umarmen stöhnte sie oft leise und drückte den Bauch nach vorn. Wir glauben demnach, dass dabei unbestimmte sexuelle Handlungen im Spiel waren; auch YERKES (1927) gibt solches für seinen Gorilla an. Besonders am Abend, wenn sie schläfrig wurde, war sie immer sehr zärtlich gestimmt.

Erwähnenswert ist weiter, dass wenn sie uns einige Stunden nicht gesehen hatte und wir brachten ihr dann etwas zu essen, sie uns zuerst umarmte und erst darauf zum mitgebrachten Futter griff. Solches Zurückdrängen des Ernährungstriebes wurde bei anderen Tieren fast nie beobachtet.

Dinge, welche sie nicht behalten durfte, liess sie ohne Widerstreben abnehmen, sogar den schönsten Leckerbissen. Zorn zeigte sie dabei nie, nur eine traurige Miene.

Zuwerfen der Nahrung empfand sie als sehr „unfreundlich“, protestierte dagegen mit entrüstetem Rufen und wollte das Futter kaum aufnehmen. Sie nahm es am liebsten aus der Hand an oder wir mussten es vor ihr hinlegen.

Taten wir alsoob wir laut weinten, so kam sie sofort heran, sah hilflos herum, zerrte leise an unsere Kleider, berührte uns mit der Zunge, umarmte uns und gab kleine Laute von sich. Sah sie darauf, dass wir wieder eine fröhliche Miene machten, so war sie auch wieder zufrieden und lud gleich zum Spiel ein.

Streichelten wir uns aus Scherz, damit „Plato“ eifersüchtig werden sollte, so kletterte sie bei uns herauf, drängte sich in unsere Aufmerksamkeit ein und umarmte uns abwechselnd. Ihre Eifersucht entartete niemals in Zorn; sie dachte nicht daran zu beissen sondern wollte nur Anteil haben. Auch wenn wir eine Katze streichelten, wollte „Plato“ diese nicht beissen, sondern in die Freundschaft mit einbeziehen. Waren wir bei solcher Gelegenheit ausser Reichweite, so wurde sie unruhig und traurig.

Tat die Frau alsoob sie den Mann prügelte, so warf „Plato“ sich um seinen Hals und versuchte ihn zu trösten. Tat aber umgekehrt der Mann alsoob er die Frau prügelte, so geriet „Plato“ in blinde Wut, kletterte bei der Frau herauf und versuchte sie laut schreiend durch Schlagen und Beissen gegen den Mann zu verteidigen. Das ist die einzige uns bekannte Lage, in der sie aggressiv wurde ohne sich selbst bedroht zu fühlen. Bemerkenswert ist, dass sie nur den prügelnden Mann attackierte und nie-



mals die prügelnde Frau. Die Ursache ist nicht klar, ihre Anhänglichkeit an die Frau war sonst nicht merklich grösser als an den Mann.

Im allgemeinen war sie, wenn nicht zu stark aufgeregt, gehorsam und kam einfachem Verboten nach. Dabei war ihre Haltung den verschiedenen Hausgenossen gegenüber nicht gleich. Der Hausherr wurde am meisten respektiert und ihm wurde am schnellsten gehorcht, dann kam die Hausfrau, darauf die Dienerschaft. Sie hatte sich also drei Stufen von Respekt vermerkt, gleichlaufend mit der Schwere der Bestrafung, die sie erwartete.

Durch geeignete Strafe wurde „Plato“ stark erschüttert. Prügel half wenig, sie fühlte offenbar wenig davon. Bekam sie im Spiel eine kräftige Ohrfeige, weil sie zu wild spielte, so taten uns manchmal die Finger weh, während Plato ruhig weiter spielte und es auffasste als zum Spiel gehörend. Scharfes und böses Zureden war eine gute Strafe. Das machte einen starken Eindruck: sie setzte sich still im Baum oder kauerte am Boden, verlor die Lust zum Spiel und konnte vor Nervosität kaum essen. Manchmal musste sie sich dann sogar erbrechen. Mit rührender Zärtlichkeit versuchte sie nachher wieder vorsichtig Freundschaft zu schliessen durch leises Zerren an Hand oder Kleider, Berühren mit der Zunge und kleine Laute. War die Freundschaft wieder geschlossen, so war sie noch einige Tage lang vorsichtig im Spiel mit dem Bestrafer.

Als Strafe wurde weiter ihre Kette manchmal für eine Stunde bis auf die Hälfte eingekürzt, auch das Einsperren in einen Käfig empfand sie als sehr unangenehm. Sie sass dann still und traurig in einer Ecke ohne essen zu wollen.

Wenn die Strafe sofort auf die Übeltat folgte, erzielten wir manchmal Resultat. Jedoch darf nicht verschwiegen werden, dass „Plato“ manche Handlungen trotz wiederholter Strafe nicht unterlassen wollte. So konnte sie nicht darauf verzichten, auf das Dach zu klettern und da herumzuspielen, wodurch die Dachziegeln herunterfielen. Auch das Herauslösen der Ziegeln eines Gartenpfades war zu schön, dass sie es aufgeben konnte.

„Plato“ interessierte sich viel stärker für die Stimmung des Menschen und reagierte auch stärker auf diese als der Makak. Durch Strafe wurde „Plato“ tiefer und länger erschüttert; ihre Freude bei Wiedersehen und Versöhnung war viel grösser, ihre Einstellung auf bestimmte Personen viel stärker ausgeprägt.

## GEDÄCHTNIS.

In manchen mit stärker Rührung verbundenen Fällen zeigte „Plato“ ein gutes Gedächtnis. Das geht erstens hervor aus der auf S. 417 beschriebenen Erfahrung mit ungeeigneter Nahrung, ferner seien einige Beispiele, welche auf eine gute Erinnerung hinweisen, wiedergegeben:

Wenn „Plato“ im Laufe des Morgens eine Übeltat beging, für die sie bereits früher Strafe bekommen hatte, so kümmerte sie sich häufig nicht viel darum, ob die Hausfrau ihr böse zusprach, sondern spielte unbesorgt weiter. Wenn aber der Zeitpunkt näherte, an dem der Hausherr – den sie sonst immer freudvoll begrüßte – nach Hause zu kommen pflegte, so wurde sie beklommen und sass still im Gras. Es war dann beim Zuhausekommen sofort an ihrer Haltung wahrnehmbar, dass sie ungehorsam gewesen war; manchmal wurde erst dadurch die Aufmerksamkeit auf die Übeltat gelenkt. „Plato“ wusste also, dass auf gewisse Handlungen Strafe folgte, hielt das Ausführen solcher Handlung einige Stunden im Gedächtnis, kannte die gewöhnliche Heimkehrstunde des Herrn und brachte ihn mit der Strafe im Zusammenhang.

Auch ihre Erinnerung für unsere Person war deutlich ausgeprägt. Einmal wurde sie, da wir auf die Reise gingen, zehn Tage bei Bekannten zu Gast gegeben, wo sie in geeigneter Lage und guter Behandlung im Garten verbleiben konnte. Sie hat aber während dieser Zeit nicht gespielt, sondern nur still und traurig dagesessen. Als wir sie abholten, warf sie sich sofort in unsere Arme und fing darauf gleich zu spielen an. Es war also nicht die fremde Umgebung, wodurch sie ihr Spiel einstellte, sondern sie hatte uns zehn Tage lang vermisst. Freilich zweifeln wir daran, ob sie uns nach einer Scheidung von zehn Monaten, wie YERKES (1927) von einem Schimpansen berichtet, noch erkannt hätte.

## INTELLIGENZ.

Bananen konnte „Plato“ anfangs nicht schälen, sie biss in diese Früchte bis der weich gewordene Inhalt nach aussen kam und spie die Stücke der Schale wieder aus. Obgleich wir es ihr täglich vormachten, dauerte es Monate, bevor sie sie einigermassen geschickt selbst schälen konnte. Bei starkem Hunger

fehlte ihr auch nachher die Geduld und sie verfiel dann immer wieder in ihren alten Fehler. Auch beim Schälen anderer einheimischen Früchte benahm sie sich ungeschickt und hilflos.

Das Vorlegeschloss der Kette hatte gelegentlich ihre Aufmerksamkeit, wenn die Kette zur Bestrafung auf die Hälfte eingekürzt war. Jedoch hatte sie nur eine ferne Ahnung, *dass* man es öffnen, aber nicht *wie* man es öffnen konnte, denn sie biss und zerrte nur sehr ungeschickt daran.

Ihren Aktionsradius kannte sie genau. Auf ausser Reichweite gelegtes Futter stürmte sie niemals unbesonnen ein, sondern vermied immer den Stoss ihrer Kette. Wohl versuchte sie dann ihre Reichweite durch überlegte Sprünge vorsichtig zu verlängern. Von spontanem Werkzeuggebrauch hatte sie keine Ahnung, versuchte niemals mit einem ihr zur Verfügung gestellten Stock die Nahrung herbei zu holen (in Übereinstimmung mit den Versuchen von GUILLAUME u. MEYERSON (1931, 1934) sowie DRESCHER u. TRENDELENBURG (1927)).

Aus einer Flasche trinken haben wir sie nicht lehren können. Auch haben wir viele Wochen lang vergeblich versucht, Töne nachahmen zu lassen, die wir ihr täglich vorsangen. Dabei fingen wir immer mit dem Grundton e ihres Rufes an und sangen zwei oder drei aufeinander folgende Töne vor, zB. e, f, g. Aber sie zeigte (in Übereinstimmung mit den Versuchen von BOUTAN) keine Lust zur Nachahmung und hatte nur wenig Interesse für diese Versuche.

Zeigte man ihr eine Nuss in der geöffneten Hand und schloss diese darauf, so war die Nuss für sie verschwunden. „Plato“ verhielt sich also wie *Lemur nigrifrons* bei ähnlichen Versuchen von BIERENS DE HAAN (1930).

Wenn man, im Augenblick in dem das Tier die Nuss fassen wollte, sie in die Seitentasche fallen liess, so suchte es nicht in der Tasche. Es folgte der fallenden Nuss mit den Augen, suchte dann manchmal einen Augenblick auf dem Boden, sah uns an und verlor darauf das Interesse für die Situation. Auch dieses Verhalten stimmt mit den Erfahrungen von BIERENS DE HAAN bei *Lemur nigrifrons* und auch mit denen von NELLMANN u. TRENDELENBURG (1926) beim Pavian überein.

Man könnte gegen unsere Versuche einwenden, dass „Plato“ durch die Anwesenheit des Experimentators gehemmt wurde, indem sie zB. wusste, dass die Nuss in der geschlossenen Hand oder in der Tasche war, ihn nur nicht nehmen wagte, da sie

meinte es wäre nicht erlaubt. Das stimmt aber nicht, denn wenn sie die Nuss in der Tasche sehen konnte oder etwas davon zwischen den Fingern bemerkte, holte sie die Nuss heraus. Das gleichzeitige Sehen war demnach bei diesen Versuchen unbedingt notwendig für die Handlung. Leider haben wir keine andere Versuchsanordnung mit verstecktem Futter aufgestellt; vielleicht hätte sie sich dabei besser gehalten, da der Gibbon von DRESCHER u. TRENDELENBURG sofort eine Büchse öffnete, in der Futter versteckt war.

Hielten wir eine Nuss in der Hand bei seitwärts gestrecktem Arm, so kletterte „Plato“ an uns herauf und an dem gestreckten Arm entlang. Dieses einfache Umwegsproblem löste sie also, wie zu erwarten war, primär ohne Bedenken.

Hatte sich im Spiel ihre Kette einige Male um den Baum gewickelt, wodurch ihr Aktionsradius kleiner wurde, so hatte sie eine Ahnung, wie sie das verbessern konnte. Sie lief dann einige Male mit der Kette in der Hand um den Baum herum, in den ersten Monaten aber manchmal in der falschen Richtung. Ganz fehlerlos wurden ihre Handlungen in dieser Situation nie. Ihr Benehmen mit der Kette stimmte ungefähr überein mit den Beobachtungen von YERKES (1927) am Gorilla.

Unser Makak löste dergleiche Probleme viel besser, dennoch darf man nicht vergessen, dass der Makak viel älter war und schon mindestens zwölf Jahre in der Gefangenschaft verbracht hatte. Von einer Problemlösung mit Einsicht, wie BOUTAN bei seinem Gibbon beobachtete, haben wir bei „Plato“ nie etwas bemerkt; sie lernte immer nur durch allmähliche Beseitigung der überflüssigen Handlungen (Versuch und Irrtum).

Im allgemeinen stimmen unsere Erfahrungen demnach mit denen von DRESCHER u. TRENDELENBURG, GUILLAUME u. MEYERSON sowie HARLOW, MEHLING u. MASLOW (1932, 1933) überein, nach denen der Gibbon sich bei Intelligenzprüfungen nicht besser hält als niedere Affen.

#### ZUSAMMENFASSUNG.

Verschiedene neue Daten über Ernährungsweise, Bewegung, Stimme, sinnliche Orientierung, Spiel, mimische Expression, Verhalten zu Mensch und Tier, Gedächtnis und Intelligenz eines jungen weiblichen Gibbons werden bekannt gegeben. Dabei zeigte sich, dass, obgleich das Gemütsleben dieses Affen



stärker entwickelt war oder jedenfalls deutlicher zutage trat, die Intelligenz (in Anschluss an die Beobachtungen früherer Forscher) sich jedoch nicht über diejenige der niederen Affen erhob.

## LITERATUR.

- BIERENS DE HAAN, J. A. (1930): Z. vergl. Physiol. **11**, 630.  
BOUTAN, L. (1913, 1914): Act. Soc. Linn. Bordeaux, **67**, 5 u. **68**, 3.  
DRESCHER, K. u. W. TRENDELENBURG (1927): Z. vergl. Physiol. **5**, 613.  
FOLEY, J. P. (1915): J. of Soc. Psychol. **6**, 31.  
GUILLAUME, P. u. I. MEYERSON (1931, 1934): J. de Psychol. **28**, 481 u. **31**, 497.  
HARLOW, H. F., H. MEHLING u. A. H. MASLOW (1932): J. comp. Psychol. **13**, 313.  
MASLOW, A. H. (1933): J. comp. Psychol. **16**, 187.  
NELLMANN, H. u. W. TRENDELENBURG (1926): Z. vergl. Physiol. **4**, 142.  
YERKES, R. M. (1927): Genetic psychol. Monogr. **2**, 7 u. 377.  
YERKES, R. M. u. A. W. YERKES (1929): The great Apes.
-



# CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DE LA CYTOLOGIE DU SANG DE CERTAINS INSECTES, AVEC QUELQUES CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

PAR

MARIA ROOSEBOOM

## TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Introduction . . . . .	433
Chapitre I: Morphologie des éléments cellulaires du sang . . . . .	434
Partie A: Aperçu historique . . . . .	434
Partie B: Recherches personnelles . . . . .	466
§ 1: Matériel . . . . .	466
§ 2: Méthodes . . . . .	468
§ 3: Examen cytologique des éléments cellulaires du sang de <i>Carausius morosus</i> Brunner . . . . .	472
§ 4: Examen cytologique des éléments cellulaires du sang de <i>Calliphora erythrocephala</i> Mg. . . . .	477
§ 5: Quelques remarques sur les éléments cellulaires du sang d' autres espèces étudiées dans un but de comparaison . . .	480
Partie C: Liste des espèces d'Insectes dont les éléments cellulaires du sang ont été décrits ou dont des données ont été assimilées dans une description plus générale du sang de certains groupes systématiques . . . . .	481
Partie D: Discussion des résultats . . . . .	487
§ 1: Facteurs influençant l'aspect morphologique des éléments cellulaires du sang et vérification de la valeur de cet aspect au moyen de recherches . . . . .	487
§ 2: Essai d'homologation de types décrits des éléments cellulaires du sang des Insectes . . . . .	502
Chapitre II: Morphogénèse postembryonnaire des éléments cellulaires du sang . . . . .	509
Partie A: Aperçu historique . . . . .	509
Partie B: Recherches personnelles et discussion des résultats . . . .	515
§ 1: Matériel et méthodes . . . . .	515
§ 2: Résultats des recherches personnelles et discussion . . . .	518

	Pages
Chapitre III: Phagocytose s.l. . . . .	528
Partie A: Aperçu historique . . . . .	528
Partie B: Recherches personnelles et discussion des résultats . . . . .	538
§ 1: Matériel et méthodes . . . . .	538
§ 2: Résultats des recherches personnelles et discussion . . . . .	540
Index bibliographique . . . . .	549
Explication des planches . . . . .	558

## INTRODUCTION

En rapport avec les nombreux dégâts que plusieurs espèces d'Insectes font aux plantes cultivées et naturelles, il est très désirable d'étudier les possibilités d'une lutte biologique contre ces Insectes. Des tentatives entreprises pour combattre les Insectes nuisibles au moyen de microbes n'ont eu qu'un succès très variable, ce qui prouve l'importance d'une étude approfondie des facteurs qui ont une influence sur les résultats.

Comme ce sont surtout les microbes vivant librement dans le sang, qui sont cause d'infections microbiennes naturelles, il faudra donc étudier, non seulement les microbes, mais aussi les qualités du sang des Insectes avant de pouvoir prendre, avec succès, des mesures pour combattre certains Insectes au moyen de microbes. À cause de ces considérations, j'ai commencé à m'orienter par des recherches sur la composition morphologique, la morphogénèse et les fonctions du sang de quelques espèces d'Insectes. Il se manifesta bientôt que les méthodes dont on dispose pour l'étude de la morphologie des éléments cellulaires du sang, ne donnent souvent que des résultats incertains et j'ai donc cru nécessaire d'examiner d'abord ces difficultés techniques et leurs conséquences. En faisant des recherches sur la composition cytologique du sang, mon attention a donc été concentrée en premier lieu sur la question de l'influence que la technique employée peut avoir sur les résultats de l'examen.

J'ai étudié principalement la morphologie des cellules sanguines chez des larves et des adultes de quelques espèces d'Insectes et les changements éventuels de cette morphologie lors du développement postembryonnaire de l'Insecte. Je ne me suis pas occupée de la naissance des cellules sanguines durant la vie embryonnaire de l'Insecte.

Parmi les fonctions du sang, je n'ai étudié que la phagocytose.

Ces recherches n'ont pas porté sur l'activité des leucocytes pendant la métamorphose, mais uniquement sur la réaction des cellules sanguines, après injection à l'Insecte d'une suspension de particules indifférentes comme introduction à l'étude des réactions phagocytaires de ces éléments vis-à-vis des microbes.

Puisqu'il n'existe pas, à ce que je sache, un aperçu plus ou moins complet de la littérature concernant la morphologie des éléments cellulaires du sang des Insectes et la morphogénèse postembryonnaire de ces éléments, j'ai cru utile de réunir, aussi complètement que possible, les descriptions éparses concernant ce sujet.

Les recherches ont été faites dans le Laboratoire Zoologique de l'Université de Leyde, à l'exception des recherches sur la morphogénèse du sang à l'aide de cultures *in vitro* (v.i., pag. 516-518) et des dessins des contours des cellules au moyen d'un pantographe (v.i., pag. 497-501), qui ont été faits au Laboratoire Histologique de la même Université.

## CHAPITRE I

### MORPHOLOGIE DES ÉLÉMENTS CELLULAIRES DU SANG

#### Partie A. Aperçu historique

Comme les Insectes ont de tout temps attiré l'attention des hommes, par leurs formes et couleurs frappantes, leur grande diversité et le rôle important qu'ils jouent dans la nature, il n'est pas étonnant qu'on s'est mis à étudier leur anatomie peu après la découverte qui rendait possible cette étude: celle du microscope. Ainsi MALPIGHI (1669) et SWAMMERDAM (Bybel der Natuure, éditée en 1737 par BOERHAAVE) réussirent à observer un vaisseau allongé dans la région dorsale des Insectes, qui est dans un mouvement pulsatif perpétuel. Ils n'hésitent pas à appeler ce vaisseau le „cor” des Insectes et reconnaissent l'état de diastole et de systole. MALPIGHI (p. 33) décrit ce vaisseau chez le Ver à soie de la manière suivante: „Per longum dorsi, „inter exaratas musculorum fibras & pulmones hinc inde „appensos, cor locatur, a summo capite ad extremum usque „corporis exporrectum; quare, vivente animali, ejusdem pulsatio exterius per longum subobscure emergit.”

SWAMMERDAM (p. 577) dit, parlant de la chenille de *Vanessa urticae* L.:

„Cor haud alia ratione com-  
modius in conspectum venit,  
quam si Eruca, in dorsum  
resupinata, in Ventre ape-  
ritur: tum vero patet, quod  
illud per universum corpus  
sese exporrigat, Caudam,  
Ventrem & Thoracem per-  
means, atque inde altissime  
ad Cerebrum usque adscen-  
dens. Est autem Cor gracilis  
& subtilis canaliculus, oblon-  
gus, fibratis villis musculari-  
bus, juxta longitudinem &  
in transversum decurrentibus,  
nec, nisi operose adque arte  
adhibita, detegendis, in-  
structus, . . .”

„Het Hert is niet bekwamer  
te sien, dan dat men de Rups  
op syn rug leyt, en die dan op  
de Buyk opent, als dan siet  
men, dat het selve het gansche  
lichaam doorgaat, en de Staart,  
de Buyk, en Borst doorloopt,  
gaande voorts heel omhoog  
tot de Hersenen. Het is een  
dun en subtiel langwerpig pyp-  
ken, dat veselagtige, langwer-  
pige, en dwars lopende spier-  
agtige draden heeft, die men  
niet, dan door een swaare  
moeyte ende kunst, sien kan.”

Et puis, à propos de la larve transparente d'*Asilus* (p. 663):

„Cor in Verme, intra annu-  
lum, ordine ab inferioribus  
inchoato, tertium, micans per  
cutem transparet.”

„Het Hert siet men door de  
derde ring, van onderen te  
tellen, door de huýt heen klop-  
pen in de Wurm.”

Il n'apparaît pas encore de ces citations, que les auteurs aient observé le liquide sanguin et les globules du sang. Sous ce rapport la description de SWAMMERDAM (p. 589) de la façon dont le papillon sort du cocon („Gulde-Popken”), mérite bien notre attention:

„Animalculo ita consti-  
tuto, contenta ejus omnia,  
potissimum vero Sanguis,  
quam fortissime agitantur;  
Sanguis fermentescens per  
vasa sanguinea e Corde in  
Alas propellitur, . . .”

„Het Dierken dan in dese  
staat synde, soo word alles het  
geen in hem is, ende bysonder-  
lyk syn bloet, seer sterk be-  
weegt, dat gistende door de  
bloetvaten, uyt het Hert in de  
Vleugelen gevoert wort, . . .”

Si SWAMMERDAM voyait s'agiter le sang, c'était uniquement



possible parce qu'il avait vu remuer des particules ayant un autre indice de réfraction que le liquide sanguin, donc les leucocytes et peut-être des gouttelettes de graisse, car dans les circonstances données il est impossible de voir si un liquide transparent et homogène est en repos ou en circulation, comme le remarque déjà CARUS (1831, p. 17).

La description suivante de SWAMMERDAM du sang de „*Pediculus humanus*” est beaucoup plus claire (p. 69):

„Si in superna Abdominis  
„parte sectionem inchoamus,  
„cutemque ibi loci caute fin-  
„dimus, mox inde SANGUIS  
„exstillat, qui tenui tubulo  
„vitreo exceptus . . . optimo-  
„que microscopio conspectus,  
„haud aliter ac Lac Vac-  
„cinum, ex globulis pellucidis  
„constare observatur . . . : id  
„quod ante hos aliquot annos  
„in sanguine Humano pariter  
„detectum est; utpote qui ex  
„globulis leviter rubescentibus,  
„in liquore limpido natantibus,  
„constare videtur.”

et ensuite (p. 70):

„Quin nec securus asseruero,  
„quod in Pediculi sanguine  
„globuli dentur; quum facile  
„fieri queat, ut pinguedo sese  
„intermiscuerit, atque vulne-  
„ratae quaedam particulae vis-  
„cerum, quippe quae ex con-  
„geri veluti partium globosa-  
„rum constant: uti suo tem-  
„pore indicabo.”

„Waarom men de Sectie op  
het bovenste deel van de buyk  
begint, en het vel daar soetelijk  
quest, soo syptert daar dadelijk  
het BLOET uyt, het welk als  
men in een fyne glase pypje  
laat opklimmen . . . , en dat  
men het met een seer goet ver-  
grootglas besiet, soo ontdekt  
men, dat het, even als de melk  
der Koeyen, uyt doorschij-  
nende bolleties bestaat . . . :  
gelijk eenige Jaaren geleeden,  
dat ook in het Menschen bloet  
ontdekt is; het welk uyt bleek-  
roode bolleties en die in hel-  
dere vogt dryven, schynt ge-  
componceert te syn.”

„Ook kan ik niet assurant  
versekeren, dat daar bolleties  
in het bloet van de Luys syn,  
alsoo het vel sig daar wel onder  
sou hebben kunnen vermen-  
gen, als ook eenige gequetste  
deelen van de ingewanden, die  
als uyt een vergadering van  
globeuse deelen bestaan, als ik  
op syn tyt seggen sal.”

Cette description est accompagnée d'une figure de cellules sanguines aspirées dans un tubule capillaire en verre (Tab. II, fig. 1).



Ainsi SWAMMERDAM est donc le premier à avoir observé les leucocytes dans le sang des Insectes, ce que ses descriptions démontrent clairement.

Plus tard RÉAUMUR (1734, T. I, p. 159-162) et RÖSEL (1749, II. Theil, Mücken, p. 15) mentionnent des phénomènes de circulation, ce dernier chez la puce.

Le premier auteur qui consacre une page à l'examen microscopique du sang des Insectes, est LYONET (1760) dans son „Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule”, p. 426. Il décrit „cette liqueur, que l'on croit faire l'office de „sang” comme „remplie d'un nombre prodigieux de globules „transparens, un peu différens en grosseur; mais au delà de trois „millions de fois plus petits qu'un grain de sable.” „Cette „liqueur, mêlée avec un peu d'eau, s'altère; ses petits globules „perdent tout à coup leur transparence; plusieurs se coagulent „ensemble et ils ne paroissent plus que comme de petites masses „pâteuses; . . .”

Dans la première moitié du 19<sup>e</sup> siècle, l'intérêt général se concentre sur le sang des Insectes en rapport avec la question de savoir, si les vaisseaux sanguins et le mouvement du fluide nourricier existent, oui ou non.

Des phénomènes de circulation dans les organes divers de différentes espèces d'Insectes, et par conséquent la présence de globules sanguins ont été observés par un grand nombre d'auteurs, mais ils n'apportent pas beaucoup de données nouvelles concernant les corpuscules. MARCEL DE SERRES (1818, p. 171) mentionne la présence de beaucoup de gouttelettes de graisse; GRUITHUISEN (1818, p. 303) voit „einen vollkommenen Blut-„kreislauf durch alle Theile” chez des larves d'Insectes vivant dans l'eau et il communique (1820) que BAKER (1736) a déjà décrit la circulation. Dans deux livres de BAKER, traduits en hollandais (1744, 1770), je n'ai trouvé pourtant que la citation suivante, extraite d'une lettre du Dr MILES à l'auteur. Ledit Dr MILES parle de: „Insekten, welken sommigen *Bloedelooze* „*Diertjes* genoemd hebben, doch t'onrechte, aangezien onze „Oogen, met behulp van Vergrootglazen, klaarlijk bespeuren „dat zij bloed hebben; . . .” (1770, p. 327); il remarque donc seulement que les soi-disant bestioles exsangues ont en réalité du sang.

CARUS (1827a et b, 1828a et b, 1831), ne connaissant pas ces publications, dit qu'il est le premier à établir que les Insectes

ont une circulation. À propos des globules sanguins il remarque (1831, p. 17): „Die Beschaffenheit der Blutkörner in den Insekten „ist sehr mannigfaltig, sie werden bald grösser, bald kleiner „gefunden und scheinen zuweilen ganz zu fehlen; da sie aber „das einzige sind, wodurch die Strömung unter dem Mikroskope „sichtbar wird, so ist allerdings zuzugeben, dass zuweilen auch „noch Strömungen da vorhanden sein können, wo man unter „dem Mikroskop keine mehr gewahr wird.”

Il constate la présence et la circulation des globules du sang chez différentes espèces de Coléoptères, d'Orthoptères, d'Éphémérides (surtout chez les larves d'*Ephemera*), de Lépidoptères et de Diptères.

MECKEL (1831) et WAGNER (1832, 1835) confirment ces observations, tandis que le dernier auteur étudie encore plusieurs espèces nouvelles. WAGNER (1832) décrit les globules du sang d'*Ephemera* comme suit (p. 323):

„Die Blutkugeln erschienen farblos, innerhalb der Körper- „höhle immer langlich oder oval; sie flossen aber neben einander, „bald mit ihrem Längendurchmesser, bald mit dem Querdurch- „messer nach hinten gerichtet; ausserhalb des Körpers auf dem „Glasschieber zogen sie sich zusammen und nahmen sogleich „eine runde Gestalt an; in ihrer Mitte bemerkte man dann einen „dunkeln Punct wie bei menschlichen Blutkörnern; sie waren „grösser als diese und ich mass sie mittelst eines Glasmicro- „meters, von freylich nicht allzufeiner Theilung; ich fand sie „von  $\frac{1}{2400}$  bis  $\frac{1}{2800}$  Z[oll] Grösse.”

Chez les larves des Diptères, dont il étudie quelques espèces vivant dans l'eau, entre autres *Culex pipiens* L., il ne trouve pas de globules (p. 330), „will aber nicht entscheiden ob die Blut- „kugeln wirklich fehlen, oder so höchst klein sind, dass sie „unter dem Mikroskop nicht sichtbar werden.”

Les recherches correspondantes de BOWERBANK (1833), qui décrit les corpuscules comme étant „oatshaped” (= en forme de grains d'avoine), de BEHN (1835), selon qui NITSCH (1808) fut le premier à décrire la circulation chez les Insectes et notamment chez la larve d'*Elatér plumosa*, celles de TYRREL (1835), d'ALLEN THOMSON (1836), de DUGÈS (1830, 1838), de BRANTS (1841), de VERLOREN (1844) (qui donne un aperçu très étendu de la littérature se rapportant à ce sujet, ainsi qu'un tableau dans lequel sont énumérées toutes les parties du corps des

Insectes où l'on avait déjà observé la circulation), de BLANCHARD (1848, 1849, 1851) et d'AGASSIZ (1851) n'apportent aucune contribution nouvelle à la connaissance des globules sanguins. NICOLET (1842) constate, en mélangeant le sang des Podurelles avec de l'eau, que le sang „se coagule et forme une matière „visqueuse, qui, desséchée, devient cassante”.

Malgré les moyens primitifs de ce temps-là, NEWPORT (1845), le premier auteur qui a fait une étude spéciale du corpuscule du sang, réussit à distinguer chez les Insectes plusieurs formes de corpuscules, qu'il considère comme les différents stades d'un seul prototype. Il distingue en état de vie (p. 281):

1°. “the *molecules*, which he regards as comparable to the molecules observed in the chyle of Vertebrata by Mr. GULLIVER”;

2°. “the *nucleated* or *oat-shaped corpuscle*, which he believes with WAGNER are analogous to the white or chyle corpuscles of “Vertebrata”; “white, opaque granules constantly observed in the “blood of Vertebrata”;

3°. “the *spherules* or minute rounded bodies developed from “the oat-shaped corpuscle, and which he believes are analogous “to the free nucleoli of VALENTIN, and probably to the very “minute, “white, opaque granules constantly observed in the “blood of Vertebrata”;

4°. “the *discs*, which are further developments of the spherules, and analogous to the true red blood-discs of the higher “animals . . .”.

La description n'est pas accompagnée de figures.

T. WHARTON JONES (1846) examine les éléments cellulaires chez différents groupes d'Invertébrés et arrive à la conclusion que le sang des Insectes est comparable à celui des Araignées et des Crustacés. Les éléments les plus importants du sang des Coléoptères, dont il donne aussi des figures (p. 93), sont:

1°. “Granule Blood-Cells”. Quand on les ramène hors du corps, “some might be seen with the cell-wall shot out into “small cilia-like processes. The cells were most of them pale-looking, but some presented coarser and more refracting “granules than others.”

2°. “Nucleated Blood-Cells.” Cette espèce est plus petite que la dernière et se présente en plus grand nombre; les cellules sont rougeâtres au centre. L'auteur considère ces cellules, à cause du noyau qu'elles possèdent, comme analogues aux érythrocytes des Vertébrés ovipares.

L'auteur trouve encore:

3°. "Few corpuscles resembling the cellaeform nuclei of the "nucleate cells, but around which no cell-wall could be detected."

4°. "some oil-globules".

5°. "a great number of elementary granules", inférieurs à  $\frac{1}{7000}$  inch (= 3,5  $\mu$ ), de couleur jaunâtre ou rougeâtre.

Dans la chrysalide du "Cabbage butterfly" il retrouve les "granule cells", les "nucleate cells" et les "elementary granules".

La publication de GRABER (1871) intitulé „Über die Blut-, „körperchen der Insekten" est d'une importance historique très grande, à cause des différentes méthodes qu'il emploie afin de recueillir des données concernant les globules et à cause de l'observation et de la description précises de tout ce qu'il observe. Il tire ses conclusions de l'examen de nombreuses espèces d'Insectes, — „nur einige fünfzig Insektenarten" (p. 10)— et trouve que les leucocytes sont le plus souvent de forme ronde ou elliptique, mais souvent aussi de forme piriforme, ovale ou fusiforme. GRABER croit qu'à l'état vivant il n'y a, le plus souvent, pas de noyau, celui-ci ne se présenterait que plus tard, après la fixation. Il combat à cet égard l'opinion de LANDOIS (1864), qui, lui, a vu un noyau et, après coloration, aussi une division partant du noyau. Par voie d'expérimentation GRABER recueille des données ultérieures en mettant les cellules dans différentes solutions chimiques et en les exposant à des chocs d'induction. Il arrive à la conclusion que les cellules du sang des Insectes doivent être regardées comme des „primäre (G. JÄGER) „oder sogenannte nackte Zellen", „deren Kern entweder ganz „fehlt, oder vom körnigen Protoplasma und den daran haf- „tenden Fettkügelchen verdeckt wird."

Par suite du progrès de la technique histologique et après l'introduction de méthodes de fixation et de coloration, l'examen des leucocytes est entré dans une phase nouvelle. Ce n'est plus seulement la description des formes des cellules sanguines, mais aussi leur origine, leurs relations génétiques et leurs phénomènes physiologiques qui forment désormais le sujet d'un grand nombre de publications. Les recherches de LEYDIG (1859), LIEBERKÜHN (1872), CHUN (1876), FRÉDÉRICQ (1881), CUÉNOT (1887, 1891), W. A. WAGNER (1890), GRABER (1891) et GRIFFITH (1892) ne



font pas avancer de façon importante la connaissance morphologique du sang des Insectes.

D'une grande importance, au contraire, est l'étude de KOLLMANN (1908): „sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des „Invertébrés”, étude qui comprend tous les groupes des Invertébrés. L'auteur y traite entre autres différentes espèces d'Insectes (v.i., le tableau pag. 481), chez lesquelles il trouve en général les mêmes formes d'hémocytes que dans les autres classes d'Invertébrés. Comme types principaux, qu'on ne saurait cependant selon lui diviser rigoureusement parce qu'il existe toutes sortes de formes intermédiaires, il donne pour tous les Invertébrés en général (p. 196):

1°. „*Leucocytes hyalins au stade I.* — Les cellules les plus jeunes „sont toujours de petite taille, les plus petites de toutes les „cellules leucocytaires. Qu'elles soient libres ou rassemblées en „un organe lymphogène, elles présentent le même gros noyau „sphérique à nombreux et volumineux karyosomes, la même „bordure cytoplasmique mince et souvent un peu basophile. „On y observe parfois un nucléole (Scorpionides, Insectes). „Toujours on y rencontre des mitoses.” „C'est la multiplication „des leucocytes au stade I, qui est l'origine essentielle des „nouveaux leucocytes . . .”

2°. „*Leucocytes hyalins au stade II.* — La cellule précédente „grandit par croissance du corps cytoplasmique. La basophilie „protoplasmique, si elle existait, disparaît et fait place à une „franche acidophilie.” Le noyau se déforme et, fréquemment, il se divise en deux ou trois parties. Sans nier que la division directe soit possible, l'auteur la croit très exceptionnelle. Par contre, il n'est pas rare de rencontrer des mitoses. „Chez les Insectes, sauf „les Orthoptères et les Pseudonévroptères, les leucocytes ne „dépassent pas . . . le stade II.”

3°. „*Leucocytes granulés.* — Des granulations de nature albumi- „noïde se développent alors dans le protoplasma des leucocytes. „Elles deviennent extrêmement nombreuses et finissent par „comblent totalement le corps cellulaire, cachant souvent le „noyau. Ce dernier diminue généralement de volume; sa „chromatine a tendance à s'agglomérer en un certain nombre „de masses . . . Je n'ai jamais trouvé de nucléole . . . Les leuco- „cytes granulés se multiplient parfois par mitose.

„Les granulations sont généralement acidophiles ou ampho- „philes avec affinité acidophile . . .”



4°. „*Cellules adipeuses*.” – L’auteur trouve les „cellules adipeuses” libres seulement chez les Ascidies.

5°. „*Cellules sphéruleuses*.” – L’auteur ne trouve pas ces cellules chez les Insectes.

6°. „*Cellules adipo-sphéruleuses*” (Annélides), „cellules adipeuses” (Insectes). – „Ces éléments concentrent les caractères des deux catégories précédentes. Ce sont de gros éléments sphériques limités par une membrane mince. Le noyau est relativement petit. Le corps cytoplasmique est bourré de globules graisseux volumineux et de sphérules albuminoïdes très nombreuses. Leur réaction est acidophile ou ampho-acidophile.”

7°. „*Dégénérescence des leucocytes*.” – „Elle se fait toujours par pyknose, suivie de karyorhexie . . . Ce phénomène intéresse des leucocytes à tous les stades, mais surtout les jeunes leucocytes au stade I, après une période de division active.”

Tandis ce que les recherches de KOLLMANN s’étendaient sur tous les groupes d’Invertébrés, quelques années plus tard, HOLLANDE (1911) fait paraître une „Étude histologique comparée du sang des Insectes à l’hémorrhée et des Insectes sans hémorrhée”, où sont traitées des espèces prises dans différents ordres d’Insectes (v.i. le tableau pag. 481). Il finit par conclure, „qu’il n’y a pas de différence cytologique marquée entre les cellules du sang des Insectes à l’autohémorrhée et des Insectes sans autohémorrhée” (p. 318), sauf en ce qui concerne les cellules cirières, qui se trouvent chez les Pucerons (Aphidoidea) à cornicules, mais pas chez les Pucerons sans cornicules et par conséquent sans hémorrhée.

Dans le sang de presque tous les Insectes examinés se trouvent les espèces suivantes de leucocytes (p. 319):

1°. „Les *proleucocytes* ou jeunes leucocytes à protoplasme basophile, se reproduisant activement par karyokinèse; de ces éléments dérivent les autres leucocytes.”

2°. „Les *phagocytes*, plus grands que les proleucocytes, à protoplasme très hyalin, doués d’un grand pouvoir phagocytaire.”

3°. „Les *leucocytes granuleux* dont le protoplasme se charge de granulations à réactions chromatophiles variables; ces éléments sont souvent aptes à la phagocytose.”

4°. „Les *oenocytoïdes*, inaptes à la phagocytose, à forme ronde ou sphérique et à protoplasme homogène, franchement acidophile. Ces leucocytes manquent chez les Orthoptères étudiées.”

5°. En plus on observe parfois dans le sang de quelques Coléoptères et de larves de Lépidoptères d'autres leucocytes à forme sphérique ou ovale dont le protoplasma hyalin est chargé de sphérules. HOLLANDE appelle ces éléments: „cellules à sphérules”.

6°. Chez *Pyrrhocoris apterus* L. il trouve encore des „adipoleucocytes” qui prennent naissance des proleucocytes en grandissant et en se chargeant de gouttelettes de graisse.

7°. Chez les Aphides et les Coccides se trouvent encore des cellules cirières libres contenant de la cire dans une grande vacuole.

MUTTKOWSKI (1924) emploie pour l'examen du sang des Insectes – il examina le sang de représentants de la plupart des ordres (v.i. le tableau pag. 481) – une technique qui diffère de celle des autres auteurs, parce que la technique ordinaire à frottis ne le satisfaisait pas. Il agit de la manière suivante (p. 5): “A drop of blood is spread somewhat on a slide and placed at once in a moist chamber with excess of moisture. The blood may also be thinned by adding a drop or two of 1 per cent salt solution. After fifteen minutes to half an hour the drop is decanted, leaving the corpuscles as a white residue. If there is a gelatine coagulum, careful washing will remove it. Flood with a fixative, or immerse in it, and follow by the usual procedures. Such slides show the corpuscles relaxed and in the midst of their activities. Smears can also be stained without use of a fixative, as the stain takes the place of the latter, and taken through the alcohols to balsam or gum-dammar for permanent mounts.”

Le sang d'un grand nombre d'espèces a été examiné par lui de cette façon. Après avoir traité le sang d'abord dans une chambre humide et après l'avoir ensuite coloré au moyen de couleurs d'aniline, MUTTKOWSKI trouve chez toutes les espèces examinées deux types principaux de cellules du sang, dont un est divisé en différentes formes. Ainsi il distingue:

“Classification of the Blood Corpuscles or Leucocytes. (Based on structure, function and staining reaction.)

“1. Amebocytes – originate from the chromophil leucocytes; vary in size from one to four times the diameter of the chrom. leuc.; when floating they are hat-shaped or spindular, when active they are distinctly flat and highly ameboid, with many pseudopodia, some of them extremely long, nucleus relatively small, varied in shape; cytoplasm three to six times the diameter

"of the nucleus. Appear to divide amitotically. They stain very faintly with aniline dyes. Intermediates between chromophils are frequent. These are No. 2 of Cuénot, No. 1 of Berlese.

"2. Chromophil leucocytes – embryonic in origin, and more or less embryonic in nature. Cytoplasm with marked affinity for aniline dyes. Somewhat rounded in shape both in repose and when active, and slightly flattened; pseudopodia many or few, always short; nucleus large, cytoplasm one-fourth to one-half its diameter. Divide mitotically. These are the myocytes of Voinov and others, Berlese, No. 2, Cuénot, No. 1." (L'auteur veut dire par cela: CUÉNOT 1896; je ne sais de quelle publication de BERLESE il parle). "Various types can be recognized according to activity.

"a. Secreting chromophils – may be recognized by presence of cytoplasmic bodies, which tend to form a 'terminal mass' at one end of the cell. The mass is secreted into the blood, and probably comprises histolytic and other enzymes. Form about one-third to one-half of the chromophils.

"b. Transporting chromophils – generally with numerous small fat bubbles externally, especially during feeding periods. Frequently stained with plasmas pigments. Form about one-third of the corpuscles.

"c. Phagocytic chromophils – corpuscles with engulfed or adsorbed tissue fragments.

"aa. Small phagocytes, which appear like ordinary chromophils, but are studded with small fragments, which may stain deeply. More conspicuous in adults than in larvae.

"bb. Granule spheres (Körnchenkugeln of Weismann). Recognizable by their increased size, up to five times the diameter of the amebocytes, 'tomato'-like shape, and intensified staining reaction. Cytoplasm with numerous tissue fragments which do not stain with direct stains; hence the cells appear vacuolated. Abundant in larvae, and in adults after ecdysis. These are enlarged phagocytes, and intermediates can be found readily.

"d. Splanchnocytes (Berlese, No. 2) – cells which penetrate the intestinal coat to replace the intestinal epithelium. Not distinct from other chromophils, except that they are smallest in size without external or internal bodies, and stain more intensely than most chromophils. Best recognized in sectioned material.

"e. Degenerating leucocytes - generally of slightly larger size, with reduced or absent perinuclear space and acidophil granules. Cytoplasm stains unevenly. More evident in adults after ecdysis (No. 3 of Cuénot)."

"The foregoing classification is based on studies in which the usual sequence, . . . , was reversed, proceeding from adults to the pupae and larvae. Thus the work became largely comparative, both as to stages and species. On the whole, I have found more homologies than I could expect among the representatives of the various orders. While the average size of the corpuscles varies both within and between species, perhaps as much as in Vertebrates, the general types are readily recognizable. Their embryonic nature, however, is very marked and it is doubtful if they should really be considered homologous with the leucocytes of higher forms. The plasticity of the chromophils is especially pronounced, as indicated by the study of various investigators, and confirmed by my personal results."

À la description de la structure des corpuscules nous empruntons encore ceci (p. 10):

"1°. Amebocytes. - The nucleus is generally oval, but frequently highly irregular, with indentations and protuberances." "The nuclear contents are linin threads and chromatin granules, or chromosomes. A nucleolus is present, but not always evident; it is generally elongate in outline, less frequently rounded."

"The nucleus is surrounded by a clear perinuclear space . . . , which is about one-fifth the diameter of the nucleus. Fine cytoplasmic threads penetrate this space to connect the nucleus with the cytoplasm. In dead or degenerating amebocytes this space is obliterated."

"The cytoplasm consists of a thin external film of ectoplasm and a granular endoplasm". "Occasionally round or oval cytoplasmic bodies are present. Small vacuoles are abundant, and generally a few small fat bubbles. The latter can be recognized by their definite outline, and their homogeneous appearance. Since in some cells they stain deeply, in others not at all, it is evident that different series of fats are present."

"The pseudopodia on the whole are rather fine . . . picro-hematoxylin shows fine strands of endoplasm extending to the very tips. The pseudopodia vary in number; . . . during



"coagulation of the blood pseudopodia of enormous length are extended, . . ."

"The amebocytes are highly thigmotactic."

"2°. Chromophil Leucocytes". – "The nuclear contents are similar to the amebocytes, and the clear perinuclear space is equally marked. The endoplasm is granular, the ectoplasm thinner and barely discernible. Since intermediates in size and staining reaction between the amebocytes and chromophils are not at all uncommon, it is evident, that the latter give rise to the amebocytes, these being a specialized type. The varieties of chromophils are many; it is probable that intensive study will show even more types than listed in this paper."

Le classement de BERLESE (1901) s'étend sur tous les groupes des Insectes métaboliques. Il distingue pendant la nymphose les groupes suivants d'amœbocytes:

„1°. Wahre Amœbocyten (welche nur mit dem Transport von schon elaborierter Substanz beauftragt sind);

„2°. Myocyten, d.h. Muskelelemente, (die ich nach ihrem Evolutionsgrad in Sarcocyten und Myocyten unterscheide);

„3°. Splanchnocyten, d.h. besondere Elemente, denen die Erneuerung des Mesenteronepithels obliegt."

BERLESE ne donne pas ici une description cytologique de ces formes, classées d'après leur fonction.

Les investigateurs précédents traitent tous des représentants de plusieurs ordres d'Insectes (à l'exception de BERLESE, 1901, qui ne tirait ses conclusions que de recherches chez les Muscides) et étendent leurs conclusions sur toute la classe des Insectes.

Mais à côté de leurs études, a paru un certain nombre de publications, donnant un classement des éléments sanguins pour une unité systématique plus petite, tout au plus pour un ordre d'Insectes. Ces systèmes seront traités à mesure de l'ordre d'Insectes pour lequel ils sont donnés et autant que possible dans l'ordre chronologique des publications.

## Apterygogenea

### Thysanura.

Le sang d'un certain nombre d'espèces de Thysanoures (v.i. le tableau pag. 481) a été décrit par BRUNTZ (1908) qui distingue quatre formes de globules (p. 481):

„1°. JEUNES GLOBULES SANGUINS. – Ces globules sont de petite



„taille et sont très peu nombreux. Ils possèdent un corps cellulaire formé de cytoplasme dense et presque entièrement occupé par un gros noyau sphérique ( $7\mu$ ) très chromatique.

„2°. GLOBULES EN VOIE D'ÉVOLUTION. — Ces globules sont de taille variable; ils sont plus nombreux que les jeunes globules et moins nombreux que les suivants.

„Le cytoplasme renferme un nombre plus ou moins grand de granulations éosinophiles et le noyau en s'agrandissant prend une forme ovoïde plus ou moins déprimée ou même se courbe en forme de fer à cheval.

„3°. GLOBULES ADULTES. — Ces globules sont très nombreux et ils peuvent atteindre une grande taille (de 17 à 20  $\mu$ ). Le corps cellulaire est bourré de nombreuses granulations acidophiles; je n'ai jamais constaté la présence de grains basophiles. Les noyaux sont assez gros (de 11 à 12  $\mu$ ), plus ou moins réguliers et renferment de nombreuses et grosses granulations chromatiques.”

„4°. GLOBULES EN VOIE DE DÉGÉNÉRESCENCE. — On trouve quelquefois des globules qui semblent dilatés, dont les granulations disparaissent et dont le corps cellulaire se creuse de grosses vacuoles. Le noyau est hypo-chromatique.”

## Pterygogenea

### Orthoptera. <sup>1)</sup>

Au point de vue historique, la première étude détaillée sur les leucocytes des Insectes à l'aide de frottis colorés et de coupes colorées, a été publiée par CUÉNOT (1896) dans ses „Études physiologiques sur les Orthoptères”. Cette étude comprend des représentants des ordres des Saltatoria, des Dermaptera, des Blattariae et des Mantodea (v.i. le tableau pag. 481). L'auteur caractérise les différents types de leucocytes de la manière suivante (p. 312):

1°. „Amibocytes de petite taille, à protoplasma peu abondant; beau noyau présentant indubitablement des caractères de jeunesse . . . : ce sont des éléments purement germinatifs.”

2°. „Amibocytes de grande taille à protoplasma abondant, homogène et un beau noyau. Ces cellules sont seules capables

---

<sup>1)</sup> Pour les différentes espèces d'Orthoptera, étudiées dans les recherches nommées dans la partie générale (pag. 440-446), voir le tableau pag. 481.

„de phagocytose et présentent chez quelques espèces des divisions directes assez nombreuses, mais jamais de mitoses. Elles forment parfois (*Gryllus domesticus*) de grands plasmodiums(?) renfermant jusqu'à huit noyaux.”

3°. „Amibocytes semblables aux précédents, ou à noyau un peu plus petit, dont le protoplasma renferme de très fines granulations, parfois bactériiformes, qui finissent par le remplir complètement . . . ce sont . . . des grains acidophiles.”

4°. „Dégénérescence des amibocytes précédents; le volume de la cellule diminue beaucoup; les grains disparaissent ou se fondent dans le protoplasma, qui est généralement très colorable; le noyau est manifestement vieilli; il a diminué de taille . . .” „Enfin il peut tomber en chromatolyse, en se résolvant en petites boules séparées, très colorables.”

En ce qui concerne les Saltatoria, il nous faut citer ensuite le travail de VOSSELER (1903), qui distingue (p. 67) dans du matériel vivant, non-coloré de *Platystolus pachygaster* Luc. et d'*Eugaster Guyoni* Serv., principalement, deux espèces de leucocytes, à savoir:

1°. „Kleine Ellipsoide, seltener Kugeln oder Birnformen, der Zellkörper ist ziemlich undurchsichtig, sehr stark granuliert, der Kern entweder gar nicht, oder nur undeutlich zu erkennen. Er scheint sehr gross (*Eugaster*), stark granuliert, . . . Die Plasmakörnchen von *Eugaster* fallen durch ihre Grösse, starke Lichtbrechung und kuglige Form auf, die von *Platystolus* sind ebenfalls nicht klein, zeigen die eben genannten Eigenschaften aber kaum.”

2°. „Die zweite, seltenere Form von Blutkörperchen ist mehr scheibenförmig, stets grösser als die erste, von rundlichen, unregelmässigen Umrissen. Das Zellplasma bildet eine durchsichtige, feinkörnige, fast hyaline Aussenzone, welche gegen den meist etwas excentrisch liegenden grobgranulierten Kern scharf contrastirt.”

Chez l'*Eugaster*, VOSSELER trouve encore deux autres espèces:

3°. . . „lang spindelförmige Zellen, mit fein ausgezogenen spitzen, nicht selten gegabelten Enden. Ihr Plasma ist leicht granuliert, der Kern gross, lang gestreckt.”

4°. „Eine andere Form erinnert sehr an die Leucocyten” [= 1° forme de VOSSELER] „sendet aber nie Pseudopodien aus, unterscheidet sich weiterhin davon durch einen grossen den Kern umgebenden, vacuolenähnlichen Raum, der unter Umständen das ganze Zellplasma verdrängt.”

ZOTTA (1921a) s'occupe surtout des granulations, qu'il examine chez *Carausius morosus* Brunner (*Dixippus morosus*) et chez *Galleria mellonella* L. Pour la première espèce il parle des „petits éléments „à gros noyau (proleucocytes de HOLLANDE)”, des „leucocytes „intermédiaires” et des „leucocytes adultes définitifs”. Il rencontre la granulation dans toutes ces formes de leucocytes, bien qu'elle soit très rare chez les éléments jeunes. Dans les formes plus âgées, ces granulations sont, à certains moments, „incluses, par „unités ou par petits groupes, dans des vacuoles claires, creusées „dans le cytoplasma.”

### Blattaeformia <sup>1)</sup>

#### Blattariae.

HABER décrit le sang des *Blattella germanica* L. dans sa thèse, qui n'a jamais été imprimée, pour autant que je sache. Un résumé de ce travail a été publié en 1926 dans le "Bulletin of the Brooklyn entomological Society". Comme ce travail est rarement cité, je relaterai ses résultats aussi complètement que possible, pour autant qu'ils se rapportent à la description des éléments du sang.

Comme matières colorantes il a employé celles de Hasting, de Giemsa et surtout celle de Wright (p. 72): "Wright's stain gave most satisfactory results when the blood smear was air dried and then treated with five drops of the undiluted stain for thirty seconds, being sure that the stain is spread over the smear. To this then was added as much distilled water as the slide would hold, permitting this to flood the slide for five minutes. Then the smear was thoroughly washed by moving it up and down and sidewise in a beaker of distilled water, or it was thoroughly drenched with a jet of distilled water from an ordinary pipette. With a piece of blotting paper the smear was dried and then was placed upon a radiator to become perfectly dry. Next the smear was mounted in neutral Canada balsam. This method gave results which were fully as satisfactory as any, the process was the least troublesome or involved of the lot, and if kept away from direct light in tightly stoppered bottles, Wright's stain kept well for over a year.

---

<sup>1)</sup> Pour les différentes espèces de Blattaeformia étudiées dans les recherches nommées dans la partie générale (pag. 440-446) voir le tableau pag. 481.

"In general appearance and behavior the blood corpuscles of the cockroach, . . . (Figs. 10 and 11), most correspond to the leucocytes of higher animals. Among them, in these investigations differentiations have been made with regard to size, proportional size relationships of the nuclei to those of entire cells, a comparison of staining affinities or intensities of the nuclei to those of the general cytoplasm, and the extent to which the nucleus and the cytoplasm was vacuolated.

"According to the differentiation criteria as above set forth, it seems that there are several stages through which the corpuscles normally pass from the most recently divided to the farthest depleted condition, but these stages are not so easily separated as at first it may appear, for the phases gradually merge one into the other. A corpuscle in any stage may be more or less spent or vacuolated, but usually the vacuolations are more pronounced in the larger or older corpuscles.

"Stage 1, Fig. 11, cytoplasm mediumly dense, rather heavily stained; nucleus rather heavily stained, rather large as compared to the cytoplasmic bulk, granules coarse, nucleus may or may not be in the centre of the cytoplasmic mass. Usually the vacuoles of the cytoplasmic and nuclear masses were comparatively few and small. The most active and the most numerous of all corpuscles observed."

"In a count of five hundred corpuscles made at random in an ordinary thin blood smear, three hundred seventeen were of this type. Fig. 1a of Fig. 11 shows one of these corpuscles in the division process; in the above count but two cells were seen thus engaged.

"Stage No. 2, Fig. 11, seems to be a corpuscle of stage 1a after division. In it the nucleus is rather large as compared to the cytoplasmic mass, the cytoplasm showing as a narrow periphery around the nucleus. Usually the nucleus and the cytoplasm are rather densely stained, although the cytoplasm always is the fainter colored and sometimes may be but little apparent. The nucleus stains very heavily and its granules are large. These cells appeared to be rather active in the dark field." "In a count of five hundred corpuscles made at random in an ordinary thin blood smear, one hundred fifty were of this type.

"Stage No. 3, Fig. 11, shows the appearance of corpuscles in the largest and last stage. The cytoplasm and the nucleus are highly vacuolar, stain but faintly, but usually the nucleus



"stained the darker. Of a cell in the far depleted or far spent condition, usually the nucleus appeared greatly reduced in comparison to the cytoplasmic mass, and the nucleus may or may not be central therein." "In a count of five hundred corpuscles which was made at random in an ordinary thin blood smear, but eight were found which were of this type.

"No. 4 of Fig. 11 shows what may be cockroach blood platelets. The nucleus and the cytoplasm are rather heavily stained, nuclei are regularly or irregularly outlined and may be fragmentary or entire." "In a count of five hundred corpuscles which was made at random in an ordinary thin blood smear but twenty-nine of these forms were recognized."

### Coleopteroidea <sup>1)</sup>

#### Coleoptera.

HOLLANDE, avant de publier son étude sur les Insectes à l'hémorrhée, avait décrit pour un certain nombre de Coléoptères (1909, p. 272; v.i. le tableau pag. 481) quelques-unes des espèces de cellules, mentionnées dans cette étude, à savoir: 1°. les lymphocytes, conformes à ce qu'il appelle plus tard, à l'instar de POYARKOFF (1909, 1910), les oenocytoïdes, 2°. les phagocytes, dont il dérive 3°. les leucocytes granuleux et 4°. les cellules à sphérules.

Après avoir fait, en 1909 déjà, une division provisoire entre les lymphocytes (qu'il appellera plus tard, à l'exemple de HOLLANDE, les cellules à sphérules) et les phagocytes, POYARKOFF groupe en 1910 (p. 340) les leucocytes des adultes de la Galéruque de l'Orme (*Galerucella luteola* Müller) définitivement de la manière suivante:

1°. Cellules à sphérules. — (diam. 5-8  $\mu$ ). Le noyau est entouré d'un certain nombre (5-8) d'alvéoles; ces alvéoles sont entourées à leur tour d'autres alvéoles périphériques; les granulations du noyau ne sont pas nettement individualisées.

2°. Phagocytes. — Cellules de taille plus grande que celle du type précédent et de forme sphérique; le cytoplasma est plus abondant et la chromatine se présente sous forme de granulations distinctes.

---

<sup>1)</sup> Pour les différentes espèces de Coleopteroidea étudiées dans les recherches mentionnées dans la partie générale (pag. 440-446), voir le tableau pag. 481.



Outre ces deux formes d'éléments POYARKOFF trouve encore chez les larves de la Galéruque:

3°. Les jeunes leucocytes. — (diam. 4-5  $\mu$ ). „...arrondies, à „protoplasma homogène, éosinophile; le noyau est globuleux, la „chromatine est en forme de grains.”

4°. Les cellules séléniformes. — Cellules au noyau ovale, allongé, dans lesquelles se trouve la chromatine en forme de grains.

5°. Les myoblastes imaginaires „sont de petites cellules fusiformes à noyau chromatique.”

6°. Les cellules oenocytoïdes. — (diam. 10-12  $\mu$ ). Ce sont des cellules régulièrement sphériques à protoplasma homogène et éosinophile. Leur noyau occupe souvent une position excentrique; il est sphérique et pauvre en chromatine.

Indépendamment de ces deux études, BARRAT et ARNOLD (1910) ont décrit les cellules sanguines de *Dytiscus marginalis* L. et de *Hydrous piceus* L. (*Hydrophilus piceus*). Sauf des différences de nombre et de dimension des cellules, il y a une grande conformité entre les deux espèces. Abstraction faite d'un grand nombre de granules libres (0,2-1  $\mu$ ), ils trouvent:

1°. “Phagocytes.” — “The phagocytic cells are usually “spindle-shaped when seen on edge and round, with two polar “prolongations, when viewed from above.”

2°. “Small round-cells.” — Ce sont des éléments “with large “nucleus and very little cytoplasm”. Ils sont beaucoup plus rares que la première forme.

Tant pour les “phagocytes” que pour les “small round-cells” les auteurs diffèrent quant aux qualités qu'ils attribuent aux deux espèces d'Insectes qu'ils ont examinées.

PAILLOT (1923, p. 195) trouve, que la cytologie du sang du Ver blanc (larve de *Melolontha vulgaris* L.) et de la larve d'*Elatér* diffère très sensiblement de celle du sang de chenille; il distingue dans le sang normal de la larve du Hanneton:

1°. „des cellules fusiformes ou arrondies à noyau assez „volumineux formé de grains de chromatine bien séparés les „uns des autres, à couche cytoplasmique plus ou moins basophile”,

2°. „des cellules à petit noyau formé de chromatine très „condensée, à couche cytoplasmique remplie de grosses granulations très fortement chromatophiles”,

3°. „des éléments réduits à leur noyau”,

4°. des éléments „dont le noyau est volumineux mais plus ou „moins vacuolaire”.

Chez les larves d'*Elater* il observe:

1°. des cellules „à petit noyau, formé de chromatine plus ou „moins condensée, inégalement répartie”; „la couche cyto- „plasmique affecte une forme généralement allongée; elle n'est „pas homogène,”

2°. des cellules de formes arrondies ou fusiformes; elles possèdent un „gros noyau formé de grains de chromatine bien „séparés”.

3°. des cellules „dont le noyau est intermédiaire entre celui „des deux autres éléments; la couche cytoplasmique se colore „plus intensément que celle[s] des éléments à gros noyau, et pré- „sente une structure assez homogène”. Cette forme de cellule est assez rare.

Une autre description isolée des éléments sanguins d'un Coléoptère a été donnée par LAZARENKO (1925, p. 440) pour la larve des *Oryctes nasicornis* L. Quand l'animal se trouve dans une situation normale, il se trouve dans son sang 3 types de leucocytes, savoir:

1°. „Rundliche Zellen mit nichtkörnigem basophilem Proto- „plasma” (7  $\mu$ —11  $\mu$ ). „Sie stellen . . . zwar eine einheitliche „Gruppe gleichartiger Zellen dar, aber doch eine Gruppe, die „in ihrem Bestand Formen vereinigt, die ihrem Umfang und „der Fähigkeit nach, sich zu färben, stark variieren” (p. 442). Le noyau est de forme très variable, surtout dans les cellules les plus petites.

2°. „Spindelförmige basophile Zellen” (l'axe le plus long est de 18 à 25  $\mu$ ), „die ihre Form nur in ganz bestimmten „verhältnismässig engen Grenzen verändern können” (p. 446). „Die Kern wiederholt die Form der Zelle.”

3°. „Körnige, eosinephile Zellen” (l'axe le plus long est de 10 à 12  $\mu$ ). „Es sind dies verlängerte flache ovale Zellen, die „von der flachen Seite aus betrachtet, uns als sehr ausgestreckte „Ovale erschienen.” „Wenn wir aber eine solche Zelle ihrer „langen Achse nach auf 90° umdrehen”, „so nimmt sie sehr „charakteristische Umrisse an, nämlich: ihr mittlerer Teil „erscheint bedeutend erweitert und die beiden Enden sind ihrer „ganzen Länge nach in gleichem Masse verjüngt” (p. 447). „Die „Kerne sind . . . oval, etwas langgezogen.”

Quand une larve a perdu du sang, on trouve après 2 à 3 jours,

outre les formes décrites auparavant, un grand nombre de cellules, 4°. „denen man die Bezeichnung 'indifferenter' Blutzellen „geben kann. Sie . . . messen etwa  $2-2\frac{1}{2} \mu$  und haben stets „rundliche Form. Ihr helles . . . Protoplasma zeigt . . . eine „ausgesprochene Basophilie. Die Quantität des Protoplasmas „ist im Verhältnis zum Kern sehr gering.” (p. 450).

5°. Outre ces types de cellules qui se trouvent à l'état de liberté dans le sang en circulation, il y a encore une cinquième forme qui est restreinte aux organes lymphogènes. „Ihre Grösse „beträgt ungefähr  $2 \mu$  im Diameter.” „Ihr basophiles Proto- „plasma kann nur als eine sehr dünne Kante um den runden „Kern entdeckt werden. Der Kern färbt sich stets intensiv mit „den Grundfarben, weil die Chromatinschollen einander eng „anliegen.”

„Am 2.-5. Tage nach dem künstlichen Bluterguss sind an „vielen Stellen Figuren der Teilung dieser Zellen bemerkbar.” LAZARENKO les appelle: „Urzellen des Blutes.”

Le sang des Carabides fut examiné par VON GEBHARDT (1932). Il décrit les cellules du sang (p. 533) comme étant très variées dans leurs dimensions et leur apparence; le protoplasma est de structure granuleuse et contiendrait, selon l'auteur, souvent des vacuoles. Les noyaux très variables, riches en chromatine, peuvent aussi contenir des vacuoles. L'auteur considère qu'un classement des hémocytes des Insectes en des groupes strictement limités, n'est ni possible, ni nécessaire au point de vue biologique. Les cellules sanguines des larves sont de forme multipolaire, celles des adultes ont un contour beaucoup plus régulier.

Dans le sang de *Sitona lineata* L. parasitée par *Dinocampus* (*Perilitus*) *utilus* Nees se trouvent des cellules gigantesques, dont le diamètre peut atteindre  $350 \mu$ . Les recherches de JACKSON ont démontré (1924, 1928), que ces cellules naissent d'une dissociation de la membrane embryonale, après que la larve de la Braconide est sortie de l'oeuf. Ces cellules résorbent de la graisse du corps de l'hôte et se gonflent ainsi jusqu'à la grosseur mentionnée. La description et les figures ressemblent, sous bien des rapports, à celles des tératocytes de HOLLANDE (v.i., pag. 461).

### Hymenoptera <sup>1)</sup>

Quant au sang des Hyménoptères, nous trouvons une dis-

<sup>1)</sup> Pour les différentes espèces de Hyménoptères étudiées dans les recherches nommées dans la partie générale (pag. 440-446), voir le tableau pag. 481.

cussion des leucocytes des larves de la guêpe (*Vespa*) et de l'abeille (*Apis mellifica* L.) chez ANGLAS (1901, p. 405). Chez les jeunes larves on ne trouve dans des coupes fixées et colorées qu'un seul type de cellule; „leur taille ne dépasse pas 5 à 6  $\mu$ . „Ils sont de forme sensiblement circulaire; leur protoplasme, „homogène, se colore assez fortement et présente un noyau „petit et régulier.” Plus tard il naît de ce type de cellules deux formes différentes, savoir 1° des petites cellules à forme elliptique allongée, 2° des grands leucocytes, deux à trois fois plus larges en diamètre que les petits; leur protoplasma est rempli de vacuoles.

Les auteurs ultérieurs sont du même avis et donnent de plus amples détails. KURT MÜLLER (1925) traite le sang d'abeilles adultes (*Apis mellifica* L.) et divise les éléments cytologiques comme suit:

1°. „Leucocyten”. – Cellules à protoplasma assez abondant et à noyau bien coloré. Les cellules sont le plus souvent d'une longueur de 10 à 13  $\mu$  et d'un contour circulaire à elliptique. Parfois il se présente des granulations. Les „Leucocyten” peuvent former des plasmodes pouvant contenir jusqu'à 10 noyaux.

2°. „Bildungszellen”. – De petites cellules rondes, pauvres en cytoplasma; diamètre 4,2 à 5,6  $\mu$ . Le noyau est plus compact que chez les „Leucocyten”.

3°. „Kleine Rundzellen”. – Des cellules circulaires, très rares, d'un diamètre de 1,5 à 2,0  $\mu$ . Elles contiennent encore moins de protoplasma que les précédentes.

La publication de METALNIKOV et TOUMANOFF (1930) ne démontre pas, qu'ils aient connu le travail de MÜLLER; ils ne trouvent que deux sortes de cellules dans le sang des larves des abeilles, savoir:

1°. des proleucocytes = macronucléocytes d'un diamètre de 8 à 11,36  $\mu$ ; ils ont un grand noyau et constituent 85 % du nombre entier des leucocytes.

2°. des leucocytes = phagocytes = micronucléocytes; diamètre 12,7 à 15,6  $\mu$ . Les cellules ont plus de protoplasma et un noyau plus petit.

Selon PAILLOT (1933) les éléments cytologiques de *Neurotoma nemoralis* L. présentent de grandes analogies avec ceux des chenilles. PAILLOT distingue:

1°. les macronucléocytes. – „La couche cytoplasmique est



„très mince dans les cellules qui paraissent les plus jeunes”; „comme dans le sang des chenilles, les macronucléocytes prennent le plus souvent la forme de fuseau;”

2°. „les micronucléocytes sont les seuls éléments phagocytants; ils ne prennent jamais la forme de fuseau et leur cytoplasme est plus clair que celui des macronucléocytes.”

3°. „On trouve enfin, en faible proportion, des éléments . . . que l'on peut considérer comme les homologues des oenocytoides; leur cytoplasme est granuleux, mais leur noyau est sensiblement plus volumineux que celui de ces cellules.”

### Panorpoidea <sup>1)</sup>

#### Lepidoptera.

Le sang des Lépidoptères a été examiné également fréquemment. LANDOIS (1865) donne déjà pour les hémocytes de *Smerinthus populi* L. quelques mesures qui varient d'après l'âge de cette chenille. CUÉNOT (1891, p. 381) donne, à l'aide de matériel non-fixé et non-coloré, une description peu systématique des corpuscules du sang de *Bombyx (Lasiocampa) trifolii* Esp. comme type de ceux des chenilles de Lépidoptères. Les cellules sanguines des Lépidoptères diffèrent de celles des autres Insectes parce qu'elles se transformeraient en amibocytes de réserve. L'auteur consacre une description spéciale au sang de la chenille de *Cossus cossus* L. (*ligniperda* Fabr.), dont les amibocytes sont remplis de cristaux en forme de cubes et d'octaèdres.

MAYER (1896, p. 215) trouve dans des chrysalides hivernantes de *Samia cecropia* L. deux espèces de leucocytes: “Some of these corpuscles . . . are much elongated or spindle-shaped, and their nuclei are oval. At one or occasionally both ends they exhibit long tail-like projections. Others, however, . . ., which are found only in the very young pupae, are usually rounded or slightly angular, and are often so vacuolated that the nucleus is crowded to one side and assumes a crescentic form. These vacuolated cells appear to be blood corpuscles which are degenerating for it is certain that there are no vacuolated blood corpuscles to be met with in the larvae, or in the older pupae.”

Après avoir donné en 1919 (a, p. 412) déjà un classement

---

<sup>1)</sup> Pour les différentes espèces de Panorpoidea étudiées dans les recherches nommées dans la partie générale (pag. 440-446), voir le tableau pag. 481.



sommaire en 4 groupes (types *a*, *b*, *c*, *d*, correspondant aux proleucocytes, micronucléocytes, macronucléocytes et oenocytoïdes) des leucocytes de *Lymantria dispar* L., sans avoir donné de noms aux différents types de cellules, PAILLOT publie dans la même année (1919b) une description plus générale des éléments cytologiques du sang des chenilles des Macrolépidoptères, dont nous citons ce qui suit:

„On trouve généralement dans le sang de toutes les chenilles”:

1°. De petits macronucléocytes (= proleucocytes de HOL-LANDE).

2°. Des macronucléocytes fusiformes. Ces éléments „se pré-sentent le plus souvent, non sous l’aspect fusiforme, mais sous „la forme arrondie.”

Ces deux premiers groupes se ressemblent, sauf en ce qui concerne leur gros noyau, en ceci, que „leur protoplasma est en „général très basophile.” Ils ne phagocytent pas.

3°. Des micronucléocytes. „Ils sont arrondis ou de forme plus „ou moins irrégulière; leur noyau est plus petit que celui des „éléments fusiformes; après coloration au Giemsa, le protoplasma „apparaît coloré en bleu pâle, il est souvent vacuolaire.” Ce sont de vrais phagocytes.

4°. „De grands macronucléocytes, caractérisés par un gros noyau, une couche protoplasmique épaisse et peu basophile.”

5°. Des oenocytes.

6°. Des cellules sphéruleuses.

Dans cette publication PAILLOT ne donne pas de description des petits macronucléocytes, des oenocytes et des cellules sphéruleuses.

Dans sa thèse, parue en 1923, le même auteur donne des descriptions détaillées (p. 194). Pour les „chenilles de Macro-„lépidoptères” (il ne cite qu’ *Euproctis chrysorrhoea* L., mais il a étudié plusieurs espèces) il énumère les formes suivantes de leucocytes:

1°. micronucléocytes, 2°. macronucléocytes, 3°. cellules à sphérules qu’il envisage comme des micronucléocytes modifiés, 4°. oenocytoïdes, pour la description desquels – à quelques détails près – il renvoie à des auteurs antérieurs.

Il ne fait plus de division ici entre les petits macronucléocytes et les macronucléocytes fusiformes, parce que la transition entre les deux groupes se fond peu à peu. On ne retrouve pas non plus ici les grands macronucléocytes. Dans des publications ultéri-

eures de PAILLOT (1930, 1933) et de PAILLOT et NOËL (1928) les auteurs maintiennent ce classement en 4 groupes et ils discutent pour *Bombyx mori* L. et *Pieris brassicae* L. les inclusions fuchsino-philés qui apparaissent durant des périodes de jeûne et de mue et qui sont ramenées par eux à l'appareil mitochondrial.

HUFNAGEL (1918, p. 54) a classé les globules du sang de la larve d'*Hyponomeuta padella* L. (*Hyponomeuta padella*). Les éléments principaux qui peuvent être distingués dans du matériel coloré, sont:

1°. „*Proleucocytes*”: „Cellules plus ou moins arrondies, ovales ou polygonales, mesurant à peu près 5-9  $\mu$  et dont le „noyau occupe presque tout l'espace cellulaire.” „Ces éléments „se multiplient par caryocinèse.”

2°. „*Leucocytes jeunes*”: „Cellules mesurant en moyenne 8-14  $\mu$  „de longueur et présentant des formes diverses.”

3°. „*Leucocytes âgés ou phagocytes*”: „Cellules plus ou moins „sphériques, ovalaires ou polygonales au moment du repos.” „La position du noyau n'est pas constante; . . .” „Les granulations chromatiques sont très espacées . . .” „Le cytoplasme „éosinophile contient quelques vacuoles. Il enferme quelquefois „de minuscules granulations éosinophiles poussiéreuses.” „Elles „sont très nombreuses . . .” „Ces leucocytes peuvent se charger „d'inclusions albuminoïdes et grasses.”

Ces deux dernières espèces se divisent en:

4°. „*Leucocytes à inclusion grasse*”: „Le noyau est toujours périphérique. Le cytoplasme est éosinophile”; „ce sont des éléments „qui par leur aspect général tiennent à la fois de la cellule grasse „et du leucocyte.”

5°. „*Leucocytes à granules*”: „Ce sont des cellules plus ou moins „arrondies.” „Le noyau est toujours central” (Cette affirmation est en contradiction avec la figure, dans laquelle le noyau est distinctement excentrique.); „les granulations chromatiques sont „peu nombreuses et espacées, un nucléole existe.” „Le cytoplasme ne contient généralement pas de vacuoles, mais il est „bourré d'assez grosses granulations arrondies prenant très „fortement l'éosine.”

METALNIKOV et CHORINE (1930, p. 280) décrivent les globules du sang de *Pyrausta nubilalis* Hb. Ils distinguent:

1°. „Élément rond à gros noyau entouré d'un protoplasma „homogène fortement colorable.”

2°. „Élément à noyau plus petit et à couche protoplasmique

„granuleuse et colorée en bleu pâle – vrais leucocytes ou phagocytes.” (coloration à l’aide du panchrome d’Unna et Pappenheim).

3°. „Oenocytes (très rares).”

4°. „Cellules sphérulées.

„a. sphérules incolores,

„b. sphérules colorées en bleu foncé par le panchrome d’Unna et Pappenheim.”

Les globules du sang d’*Ephestia kühniella* Zeller furent examinés par BLAUSTEIN (1935); il décrit trois groupes qui se trouvent avant et durant la métamorphose:

1°. „Die Zellen haben eine kugelige bis schwach ovale Form; ihr Kern ist im Verhältnis zur Plasmamenge gross; er wird „nur von einem schmalen Plasmasaum umgeben.”

2°. „Die Zellen sind grösser als die der vorherigen Gruppe.” À l’état fixé ils présentent des pseudopodes. „Es werden . . . „zweikernige Zellen angetroffen”.

3°. „Sie umfasst Zellen von wechselnder Grösse mit kleinen „Kernen. Diese sind nicht nur im Verhältnis zur Plasmamenge, „sondern auch absolut viel kleiner als bei den Lymphocyten der „ersten und zweiten Gruppe.” „Das Plasma enthält kleine bis „sehr grosse Vakuolen und andere Einschlüsse. Diese Zellen „sind *Phagocyten*.”

On a écrit énormément sur la chenille de *Galleria mellonella* L., un animal qui a servi de sujet à d’innombrables expériences sur la phagocytose, l’immunité, etc. D’abord il a paru une étude de METALNIKOV (1908) sur l’anatomie de cette chenille; en s’accordant au classement de CUÉNOT (1896), il distingue les formes suivantes de leucocytes (p. 576):

„1°. De petits leucocytes au noyau se colorant bien et „occupant presque tout le corps de la cellule.” „Ces cellules se „multiplient par la division. On observe souvent des figures de „kariokinèse.”

„2°. Leucocytes plus grands que les précédents. Noyau au „centre. Ces cellules ont la capacité de phagocyter les substances „étrangères.”

„3°. Grands leucocytes au protoplasma granulé et vacuolaire. „Petit noyau. Ces cellules sont très peu nombreuses, comparées „aux globules sanguins de[s] deux premières catégories.”

„4°. On trouve encore dans le sang, mais plus rarement, de „très grandes cellules au protoplasma parfaitement homogène „et à grand noyau.”

Plus tard (1922), en collaboration avec GASCHEN, METALNIKOV étend ce classement et, après coloration par le panchrome Pappenheim dilué, il distingue les groupes suivants de leucocytes (p. 246):

1°. „Éléments à gros noyau et mince couche protoplasmique „ressemblant aux *lymphocytes* du sang de l'homme.”

2°. „Grands éléments à gros noyau et à protoplasma fortement colorable. Ce sont les *proleucocytes* de HOLLANDE.”

3°. „Grands éléments arrondis, à couche protoplasmique „assez épaisse et colorée en bleu pâle, à noyau plus petit que „celui des proleucocytes. Souvent on trouve dans ces éléments „des inclusions éosinophiles. Ce sont de vrais *leucocytes* ou *phagocytes* qui englobent les microbes et les corps étrangers.”

4°. „*Oenocytes*. Grandes cellules à protoplasma homogène.”

5°. „*Cellules à sphérules*. Ce sont de grands éléments remplis de „sphérules, colorables en bleu violet foncé par le panchrome.”

6°. „*Cellules sphéruleuses vides*. Ce sont les mêmes cellules „sphéruleuses qui ont perdu leurs sphérules. Dans cet état leur „protoplasma a l'aspect vacuolaire.”

Ce classement et cette terminologie sont employés par la plupart des auteurs, qui ont travaillé après la publication de cette étude sur la phagocytose par le sang et l'immunisation de *Galleria* (METALNIKOV 1922, 1924, 1927; TATEIWA 1928).

IWASAKI (1925, 1927) fait un classement en 4 groupes des globules sanguins de la chenille de *Galleria mellonella* L., à savoir (1925, p. 582):

1°. (forme a de l'auteur) „Leucocytes à noyau occupant „presque tout le corps de la cellule; ils se présentent généralement „sous la forme arrondie, leur cytoplasme est assez homogène, „transparent à l'état frais et se colore en violet foncé par le „colorant panchrome de Pappenheim; le noyau présente la „forme arrondie et se colore en rouge foncé; . . .”

2°. (forme b de l'auteur) „Leucocytes arrondis; à l'état frais, „leurs périphéries sont un peu irrégulières, le cytoplasme granulaire est très réfringent et se colore en violet très pâle, leur „noyau se colore en rouge foncé; la grandeur du noyau „par rapport au cytoplasme est plus petite que dans la „forme a.”

3°. (forme c de l'auteur) „Ces éléments ont généralement des „grandeurs égales à celles de la forme b, . . . Le cytoplasme est



„réticulé et se colore en rouge très foncé. Il est rempli de petites „granulations acidophiles . . .”

4°. (forme d de l'auteur) „Leucocytes de très grande taille, „en général, de forme ellipsoïdale; leur cytoplasme est très „développé et leur noyau très petit.”

ZOTTA (1921a) étudie le développement des granulations azurophiles dans les cellules sanguines des larves adultes de *Galleria*; elles peuvent se rapprocher par endroits les unes des autres par petits groupes et se fondre par unités ou par groupes avec le protoplasma.

HOLLANDE s'est également occupé plusieurs fois spécialement des Lépidoptères. Dans son ouvrage sur les Insectes à l'hémorrhée et les Insectes sans hémorrhée (1911) il distingue pour *Arctia* (*Chelonia*) *caja* L. et *Mamestra oleracea* L.: 1°. proleucocytes, 2°. phagocytes, 3°. une forme de cellules qui est peut-être identique aux cellules à sphérules, 4°. oenocytoïdes. Chez *Yponomeuta* (*Hyponomeuta*) *cognatellus* Hb. il se trouve en outre des cellules granuleuses. Deux ans après (1913) il décrit les globules sanguins d'*Heterogynis penella* Dup., dans lesquels il retrouve les 4 types d'abord cités; les cellules à sphérules, cependant, différent de celles des chenilles mentionnées ci-dessus par le petit nombre de sphérules par cellule. Comme certains auteurs confondent les termes oenocytes et oenocytoïdes, HOLLANDE donne en 1920 encore une fois une description détaillée des oenocytoïdes. Afin d'éviter cette confusion, il avait proposé en 1914 déjà de remplacer le terme d'oenocytes (WIELOWIEJSKI 1886) par celui de cérodécytes. En même temps (1920) il donne une description détaillée d'une forme de leucocytes, flottant librement dans le sang, forme qui ne se trouve que dans le sang des chenilles parasitées par des larves d'Hyménoptères braconides. Ces leucocytes se présentent dans du matériel fixé et coloré sous forme de cellules monstrueuses (atteignant 90 à 100  $\mu$  de diamètre) par rapport aux dimensions des leucocytes. Dans les cellules les plus grandes la chromatine nucléaire est refoulée par le protoplasma, qui, dans ce stade, est plus sidérophile que le noyau. HOLLANDE donne à ces cellules le nom de tératocytes et croit voir dans des coupes, qu'elles „se forment chez la chenille parasitée, aux „dépens des cellules initiales, qui chez la chrysalide, donnent „naissance aux cérodécytes [= oenocytes] imaginaires.” Ces mêmes cellules géantes furent observées chez les chenilles de *Pieris brassicae* L. parasitées par *Apanteles glomeratus* L. par



PAILLOT (1918, 1920), PAILLOT et NOËL (1928, p. 119) et FAURE (1926). Les deux premiers auteurs les regardaient comme des macronucléocytes hypertrophiés.

Quand HOLLANDE décrit plus tard (1928) en collaboration avec AGHAR les leucocytes de quelques Macrolépidoptères (v.i. le tableau pag. 481), il emprunte à PAILLOT les termes de „micro-„nucléocytes” et de „macronucléocytes” et distingue les types suivants: 1°. micronucléocytes, 2°. macronucléocytes, 3°. oenocytoïdes, à protoplasma acidophile, à noyau petit, 4°. cellules à sphérules et 5°. proleucocytes.

AGHAR, dans sa thèse parue peu après en 1928, maintient à peu près ce classement (pour les espèces employées v.i. le tableau pag. 481); il décrit: 1°. les micronucléocytes, 2°. les macronucléocytes, 3°. les macronucléocytes fusiformes, 4°. les oenocytoïdes, 5°. les cellules à sphérules, 6°. les tératocytes; „ces derniers „éléments n’ont été rencontrés que dans le sang des chenilles „parasitées d’*Apanteles*, ou autres Braconides.”

En Amérique on entreprit également l’étude du sang des Lépidoptères en rapport avec les maladies des chenilles. GLASER (1915, p. 112) distingue chez le “Gipsy-Moth” (*Lymantria dispar* L.) 2 types principaux, savoir:

1°. “Those of the first type are the ordinary round or amoeboid cells, amoebocytes. An actual pseudopod-like streaming “has never been observed, but, since we find . . . forms . . . “with foreign bodies within them (phagocytosis), there can be “little doubt as to their mode of progression.”

2°. “To the second type of corpuscle belong curious corpuscles filled with thick colorless globules. This type is not so “plentiful as the amoeboid, but one often finds two or three of “them in a single field. They are nearly always spherical and “never emit pseudopodia.”

Dans une publication ultérieure (1917) il représente encore:

3°. “minute amoebocytes.”

4°. “cytoplasmic free cells.”

Dans la même publication il appelle les cellules du deuxième type (1915) “mulberry corpuscles”.

Finalement nous mentionnons, que FORBES décrit en 1885 déjà (p. 279) des globules sanguins différents du type ordinaire chez les chenilles de *Bombyx mori* L., de *Mamestra picta* Harris et de *Pieris rapae* L., qui souffraient d’une maladie ressemblant à

la „jaundice”. “These bodies, when entire, consisted usually of “masses of spheres, each 4 or 5  $\mu$  in diameter, the aggregate “attaining a diameter of 30–40  $\mu$ . The individual spheres often “presented a slightly angular outline . . . and they took no “aniline color . . .” Il croit que ces corps sont analogues aux cellules et granules mûriformes de VIALLANES. FORBES conclut (p. 317): “This disease seems to be essentially a premature “pupal histolysis of the fatty bodies . . . or a retardation of the “pupation.”

### Diptera.

Quant aux Diptères, CUÉNOT savait déjà (1891, p. 387), que le sang rouge de la larve de *Chironomus* et des larves de quelques Diptères voisins „ne renferme pas un seul élément figuré”.

Les Diptères ont souvent servi d'objet à l'étude de la métamorphose. Sous ce rapport, on vient à parler des leucocytes, bien que ce ne soit souvent qu'en ce qui concerne les dits „Körnchenkugeln”. Cette forme de globules sanguins fut mentionnée pour la première fois par WEISMANN (1864), qui, cependant, ne les reconnut pas encore pour des corpuscules sanguins modifiés. Peu à peu leur vrai caractère se manifesta à la suite des recherches de GANIN (1877), qui les voit naître dans les muscles larvaires histolysés, mais ne les prend pas pour des cellules, mais seulement pour des „amas de sarcolytes” et par celles de VIALLANES (1882), qui les appelle des „granules mûri-„formes” et qui en compare les granules aux tablettes vitellines de l'oeuf des Oiseaux et des Reptiles. Leur fonction entière, qui consiste à attaquer et déchiqueter les muscles larvaires et à englober et digérer les sarcolytes, ne pouvait être comprise qu'après les découvertes de METCHNIKOFF (1884) sur la digestion intracellulaire par les phagocytes. METCHNIKOFF émet l'opinion que les cellules reproduites par VIALLANES, seraient „wohl auch „vollgefressene amöboide Mesodermzellen” (p. 151). KOWALEWSKY (1885, 1887) dit que les „Körnchenkugeln” ne sont que des cellules du sang qui „durch Aufnahme der verschiedenen „Bestandtheile der Larvenorgane ihr ursprüngliches Aussehen „verlieren” (1887, p. 543). À propos des leucocytes larvaires il dit (1887, p. 545): „es sind einfache Zellen mit einem grossen „Kern und mehr oder weniger stark lichtbrechenden Kernchen; „das Plasma um die Kerne ist viel dichter als an der Peripherie, „wo dasselbe heller ist. Auf den konservirten Präparaten . . .

„besteht ihr ganzer Inhalt aus sehr kleinen runden Körperchen, „die den Leukocyten ein ganz charakteristisches Aussehen „ertheilen.“

PÉREZ (1910) dans son travail sur la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* Mg., parle non seulement des „sphères „de granules“ (= „Körnchenkugeln“), mais aussi des leucocytes larvaires (p. 15, 21). Ils ont un noyau avec un gros karyosome et un réseau chromatique assez pauvre. Diamètre du noyau: 6  $\mu$ . Chez la larve âgée et la toute jeune pupe les leucocytes ont leur cytoplasma „bourré d'une matière très dense, par de petites „granulations albuminoïdes sphériques“ assez faiblement éosino-philés, mais possédant une affinité considérable à l'hématoxyline ferrique. Chez les pupes plus âgées ces cellules sont de plus en plus chargées de parties phagocytées d'organes larvaires, surtout de sarcolytes. Elles sont devenues alors des „sphères de granules“.

Finalement nous mentionnons que MARCHAL (1906) a trouvé dans le sang de quelques Cécidomyides, qui étaient parasitées par diverses espèces du genre *Platyaster*, „des corps arrondis „ou ovalaires fort singuliers, auxquels“ il a „donné le nom de „pseudogermes“. Ces corps naissent de la dissociation de l'amnion de l'oeuf du parasite, quand la larve a quitté l'oeuf. „Ces pseudo-„germes s'accroissent et se multiplient quelque temps après leur „mise en liberté.“

### Hemiptera <sup>1)</sup>

Pour les Hémiptères les éléments du sang ont été décrit dans une publication peu citée de POISSON (1924, p. 149), en particulier chez les larves au voisinage de la dernière mue de *Gerris gibbifer* Schum. (*Limnotrechus gibbifera*). POISSON distingue:

1°. „Proleucocytes.“ – „Cellules généralement arrondies, „dont les plus petites mesurent 2  $\mu$  de diamètre et dont le noyau „peut occuper presque tout le corps de la cellule.“ „Leur cyto-„plasme a une réaction basophile.“

2°. „Leucocytes jeunes.“ – „Éléments amoeboïdes, mesurant „de 9 à 12  $\mu$ “, de forme très variable. „Le noyau . . . est très „riche en chromatine“.

3°. „Leucocytes âgés.“ – Éléments nettement amoeboïdes et contenant des inclusions très sidérophiles. Ils ont un rôle

<sup>1)</sup> Pour les espèces d'Hemiptera étudiées dans les recherches nommées dans la partie générale (pag. 440-446), voir le tableau pag. 481.

phagocytaire important; leur noyau est fréquemment étiré sous forme de boudin.

4°. „Leucocytes à inclusions grasses.” – „Ils sont généralement un peu plus volumineux que les éléments précédents; ils présentent soit une grande vacuole, soit plusieurs vacuoles de „petite taille.” „Ces leucocytes sont surtout abondants chez les „larves âgées, où on les observe mêlés à de nombreuses „cellules adipeuses libres. J’ai observé la transformation des „leucocytes à inclusions grasses en adipocytes.”

5°. „Leucocytes à granules.” – „Leur cytoplasme est bourré „d’inclusions fortement sidérophiles.” Ces leucocytes sont fort peu nombreux.

6°. „Oenocytes leucocytoïdes.” – Ces éléments „sont toujours régulièrement sphériques; leur diamètre varie entre „7 et 11  $\mu$ .”

7°. „Éléments séléniformes.” – „Cellules à caractères nettement embryonnaires”, „qui sont indiscutablement des histioblastes.”

MARION HAMILTON (1931) lui emprunte ce classement et cette terminologie dans son étude sur *Nepa cinerea* L., mais ne trouve pas tous les types que POISSON a distingués. Elle trouve les formes suivantes: no. 1. „Proleucocytes”; no. 2. „Young leucocytes”; no. 3. „Old leucocytes” („Amoebocytes”); no. 5. „Leucocytes „with granular inclusions”; no. 7. „Seleniform elements”.

Dans le travail de HOLLANDE (1911) mentionné ci-dessus (pag. 442-443) sur „le sang des Insectes à l’hémorrhée et des Insectes „sans hémorrhée”, cet auteur décrit déjà les adipoleucocytes, qu’il trouve spécialement chez *Pyrrhocoris apterus* L. et les cellules cirières libres qui se trouvent chez les Aphides et les Coccides.

Des formes décrites par HOLLANDE (1911), TEODORO (1912) en retrouve les suivantes chez quelques Lecaniinae (*Lecanium oleae* Bern., *L. hesperidum* L., *Pulvinaria camelicola* Sign., *P. vitis* L.): no. 1. „proleucociti”, no. 2. „fagociti”, no. 4. „enocitoidi”, no. 6. „adipoleucociti” et no. 7. „cellule ceripare libere.”

Déjà avant lui, KAREL ŠULC (1909, p. 170) avait observé les cellules cirière: chez *Pseudococcus farinosus* de Geer, mais il les avait pris, pas erreur, pour des cellules adipeuses.

Dans le sang des Pucerons (Aphidoidea) parasités par des Hyménoptères, PAILLOT (1934) trouve des cellules géantes pouvant atteindre un diamètre de 200  $\mu$ . Il les compare aux cellules qu’observa MARCHAL (1906) chez des Cécidomyides



parasitées (v.s., pag. 464) et qu'il observa lui-même (1918) chez la chenille de *Pieris brassicae* (v.s., pag. 461/462) et suppose qu'elles naissent des cellules sexuelles de l'hôte.

## Partie B. Recherches personnelles

### § 1. Matériel.

Quand on compare les descriptions des globules du sang des Insectes données par différents auteurs, on remarque d'abord que les investigateurs qui travaillent indépendamment les uns des autres, arrivent à des descriptions et des classements des leucocytes, qui diffèrent beaucoup entre eux, tandis que les auteurs qui impliquent dans leurs recherches des représentants d'ordres très différents d'Insectes, retrouvent chez tous ces groupes généralement les mêmes espèces d'éléments cytologiques. On a l'impression que la technique dont les expérimentateurs se servent, est d'une grande influence sur les résultats des recherches.

Ensuite on se sent mécontent du fait, qu'à l'aide de la plupart des méthodes suivies, savoir l'étude des globules au moyen de matériel fixé et coloré constitué par des coupes de microtome et des frottis, il est possible, il est vrai, d'obtenir une impression à propos de l'origine des cellules sanguines et à propos de la relation génétique des types divers, mais qu'on ne pourra jamais donner de preuves pour les opinions qu'on a ainsi obtenues.

Par suite de ces incertitudes nous avons cru, que pour la comparaison des résultats de recherches antérieures avec nos propres observations, il valait mieux examiner le sang d'une ou de quelques espèces d'Insectes à l'aide de plusieurs méthodes que de passer en revue, plus ou moins superficiellement, un grand nombre de représentants de plusieurs ordres.

Les considérations les plus importantes qui ont présidé au choix des sujets de recherche sont: 1°. que l'animal doit posséder une bonne quantité de sang, car lorsqu'on a coupé un organe périphérique ou pratiqué une petite ouverture dans la paroi de la cavité du corps, il faut qu'il en coule suffisamment – sans qu'il soit nécessaire d'exercer une pression sur l'animal – pour faire un frottis; 2°. que l'animal doit pouvoir se cultiver facilement pendant toute l'année, de façon à ce qu'il soit toujours disponible dans tous les stades. *Carausius morosus* Brunner répond



parfaitement à ces conditions; cette espèce fut donc choisie comme sujet d'expérience. C'est en outre un Insecte qui ne subit pas de métamorphose, de sorte que, l'histolyse faisant défaut on n'a pas à s'attendre à des changements qui en dépendent dans l'aspect du sang pendant une période déterminée du développement. Ainsi on peut étudier des changements éventuels de la morphologie du sang quand les animaux vieillissent. D'ailleurs on ne travaille qu'avec des ♀♀ parthénogénétiques et leurs larves, ce qui fait qu'il ne peut pas y avoir de différences sexuelles.

Afin de pouvoir toujours disposer d'animaux dans une situation physiologique identique autant que possible, les bacilles provenant du Jardin Zoologique d'Amsterdam, furent cultivés dans des cylindres en verre couvert de mousseline et se trouvant dans une chambre du laboratoire chauffée l'hiver. Au fond du cylindre se trouvait une couche de sable, tenue dans un état d'humidité continuelle afin d'assurer aux animaux le haut degré d'humidité nécessaire. Des branches de lierre (*Hedera Helix* L.), mises dans de l'eau, ont servi de nourriture, tandis qu'un arrosage régulier leur servait de boisson.

Dans ces conditions, les ♀♀ se multiplièrent toute l'année parthénogénétiquement et l'on put disposer à tout moment d'un nombre d'individus de chaque stade désiré. Conformément aux observations de PANTEL et DE SINETY (1919), le développement se fait dans ces conditions, de la manière suivante: trois mois environ après qu'un oeuf a été pondu, il en sort une larve, longue de 12 mm environ (sans les antennes). Après une période de 3 à 5 mois – cela dépend de la température, l'humidité, etc. – le développement est achevé, le plus souvent après 6 mues, et les animaux ont atteint une longueur d'environ 75 à 80 mm. Comme il est possible, qu'une nourriture différente ait une influence sur la composition du sang, de même qu'elle a une influence sur la croissance par unité de temps (KÖRTING 1934), on n'a donné comme nourriture que du lierre qui fut régulièrement renouvelé. Lors de chaque mue les animaux font une pause, pendant laquelle ils ne prennent pas de nourriture; aussi, chez les animaux qui viennent de muer, le thorax est tout à fait transparent parce que l'oesophage est vide. Le développement est d'ailleurs régulier, puisqu'il n'y a pas de métamorphose et que la larve a les mêmes organes que l'adulte.

Des larves jeunes et vieilles de *Calliphora erythrocephala* Mg.,

cultivées d'oeufs pondus sur de la viande crue par des ♀♀ prises dans la chambre, furent employées comme matériel comparatif; on se servit ensuite de quelques exemplaires des espèces suivantes: des larves (4<sup>o</sup> stade) de *Gryllotalpa vulgaris* Latr.; des exemplaires adultes de *Forficula auricularia* L.; de jeunes et de vieilles larves de *Tenebrio molitor* L. et de *Saperda carcharias* L.; de jeunes et de vieilles chenilles de *Cossus cossus* L.; de vieilles chenilles de *Sphinx ligustri* L., de *Mamestra brassicae* L., de *Dasychira pudibunda* L. et de *Pieris rapae* L.; tous ces animaux venaient d'être capturés, sauf les larves de *Tenebrio*, qui furent cultivées dans de la farine et du son.

## § 2. Méthodes.

L'examen morphologique des cellules du sang peut se faire principalement de deux manières, à savoir: *a.* in vivo, *b.* en état fixé et coloré.

*a)* examen in vivo. À cet effet il est nécessaire de tirer le sang dans un état pur, sans qu'il s'y introduise de cellules de tissus n'appartenant pas au sang ou d'inclusions détachées (gouttelettes de graisse). Cela peut se faire par une ponction dans le coeur ou dans le sinus péricardial. Il a été démontré par des coupes et par l'étude d'Insectes transparents in vivo, que le vaisseau dorsal lui-même ne contient que très peu de leucocytes en général, parce que les ostioles au moyen desquels il communique avec le sinus péricardial peuvent être très étroits ou entravés par des groupes de cellules qui ont souvent la structure d'organes phagocytaires, décrits comme „Endocardialdrüsen” et „Pericardialdrüsen” par VERNON (1909) chez *Bombyx (Serica) mori* L.; décrits par METALNIKOV (1903, p. 622) chez *Galleria mellonella* L.; par ZAWARZIN (1911) chez les larves d'*Aeschna*. Comme en outre il y a une assez grande probabilité d'endommager des tissus, quand on pratique la ponction du coeur ou du sinus péricardial, il est préférable de couper, à l'aide de ciseaux aigus, un organe périphérique (patte ou antenne) et de récolter la goutte de sang qui sort de la plaie. Cette dernière méthode fut employée par moi sur *Carausius* et d'autres animaux pourvus de pattes; j'ai toujours coupé une des pattes de derrière dans le fémur. Un nombre d'expériences faites dans un but de contrôle démontra que le sang ainsi récolté contenait les mêmes éléments cytologiques que celui qui

avait été pris, soigneusement, dans le sinus péricardial. Le sang de larves sans pattes, comme par exemple celles de *Calliphora*, fut obtenu en faisant une incision dorsale à l'arrière de l'abdomen par suite de laquelle le sang coulait du sinus péricardial.

Il faut bien se rendre compte, qu'en suivant ce procédé, on n'obtient pour ses recherches que des cellules sanguines flottantes, et non pas des cellules qui se présentent éventuellement, attachées aux tissus ce qui fait qu'on a peut-être une image incomplète de la composition du sang.

Le sang obtenu de cette manière, est immédiatement examiné, soit entre lame et lamelle, soit dans une chambre humide. Le premier procédé présente l'avantage, que les cellules sont étendues les unes à côté des autres dans une mince couche et font voir ainsi quelque peu des détails cytologiques; il y a un désavantage, c'est que les leucocytes dégénèrent en quelques minutes, de sorte qu'il faut faire ses observations très vite et qu'une observation un peu plus longue ne saurait donner, dans cette situation, de résultats capables de tirer des conclusions en ce qui concerne l'aspect naturel et la conduite naturelle des leucocytes.

Quand on place une chambre humide sous le microscope, l'illumination n'est pas de nature à permettre un agrandissement considérable, ce qui fait que cette méthode permet seulement de dire quelque chose de la forme des cellules et du degré de réfringence du protoplasma et de ses inclusions.

La culture *in vitro* de sang d'Insecte n'a pas autant d'importance pour l'étude de la morphologie des éléments cellulaires que pour l'examen de la morphogénèse et les fonctions des leucocytes; c'est pourquoi nous en parlerons plus tard (Chapitre II).

b) examen en état fixé et coloré. On peut en principe, ici, suivre deux méthodes, à savoir: fixer le sang en frottis, en dehors du corps de l'Insecte ou bien fixer l'animal entier et étudier le sang dans des coupes.

α) examen à l'aide de frottis.

À cet effet il faut tirer du sang du corps de l'Insecte; les mêmes considérations que nous avons mentionnées ci-dessus pour l'examen *in vivo* (pag. 468-469) s'appliquent ici. Le sang est récolté sur une lamelle et y est étalé rapidement en couche mince à l'aide d'une seconde lamelle qui est placée sur l'autre sous un angle aigu et qu'on y déplace dans cette position; la goutte qui

s'écoule derrière la lamelle est étendue en couche mince. On peut procéder alors à la fixation, soit aux frottis encore humides, immédiatement après que la goutte est étendue, soit après que le frottis s'est séché rapidement au contact de l'air.

Dans le premier cas la lamelle est baignée dans le liquide fixateur immédiatement après l'extension du sang. Comme fixatif j'ai employé le plus souvent un mélange d'alcool absolu et d'éther en parties égales. Durée de la fixation: 20 à 30 minutes. Les fixatifs ordinaires de Carnoy, de Bouin et de Zenker donnent des résultats à peu près identiques.

Les détails deviennent beaucoup plus distincts, si le sang, après être étendu en une couche très mince, est séché rapidement au contact de l'air et fixé pendant 2 à 5 minutes dans le mélange de May-Grünwald (fourni en état de solution par la maison Dr K. Hollborn & Söhne, Leipzig), ou dans un des fixatifs mentionnés plus haut. La fixation au moyen de la chaleur ne donne pas de résultats satisfaisants. Afin d'éviter, autant que possible, qu'il se forme des précipités dans la préparation, une gouttelette de sang fut étendue sur une lamelle et déposée dans un verre de montre, le côté où se trouvait le frottis par dessous. Le fixatif fut apporté ensuite par en dessous au moyen d'une pipette de façon à ce que la lamelle flotte sur le liquide et le verre de montre fut couvert. Si l'on se servait d'un fixatif moins apte à l'évaporation ou à la formation de précipités fâcheux, ces précautions pourraient être omises.

Pour la coloration, les meilleurs résultats furent obtenus avec la méthode de Pappenheim, qui fut pratiquée sur de très minces frottis desséchés de la façon suivante: Les préparations sont fixées dans un verre de montre comme il est dit plus haut dans la solution de May-Grünwald pendant 2 à 5 minutes; ensuite cette solution est diluée dans un volume égal d'eau distillée neutre, de manière à ce que les préparations flottent sur le liquide. Les préparations restent encore pendant 1 à 3 minutes dans ce liquide, après quoi elles sont transportées dans la solution de Giemsa (fournie en état de solution par la maison Dr G. Grübler & Cie, Leipzig) ou dans le panchrome de Pappenheim (de la maison Hollborn & Söhne, Leipzig). Les deux matières colorantes furent employées dans un délayage de 15 gouttes =  $\frac{1}{2}$  cm<sup>3</sup> de la solution concentrée dans 10 cm<sup>3</sup> d'eau distillée neutre. Sur ces liquides également la préparation fut maintenue en état flottant. La coloration au panchrome de Pappenheim



donne des préparations un peu plus différenciées que celle au moyen du colorant de Giemsa, mais le premier liquide est plus sensible aux souillures et forme plus facilement des précipités que le dernier. Après une période de 10 minutes à 3 heures (cela dépend du sujet et de l'intensité voulue de la coloration), les préparations sont rincées durant une ou quelques minutes à l'eau de robinet courante jusqu'à ce que le degré exact de différenciation soit atteint et sont desséchées, d'abord entre des feuilles de papier à filtrer, ensuite à l'air; cela fait, la lamelle sur laquelle se trouve la couche de sang coloré est montée sur un porte-objet au moyen de baume neutre. Sauf mention expresse du contraire, cette méthode fut appliquée toujours pour la fabrication des frottis, dont nous fîmes les descriptions suivantes.

Quand on se sert des colorants usuels pour les noyaux (hématoxyline ferrique, safranine, bleu de méthylène, thionine, Dahlia), les noyaux des leucocytes de *Carausius morosus* se colorent beaucoup moins bien qu'avec la méthode de Pappenheim; seuls les noyaux qui se divisent frappent immédiatement l'oeil. C'est pourquoi ces matières colorantes ne furent employées que pour compter les noyaux se trouvant dans un état actif. Les autres méthodes de coloration citées dans la littérature et que j'ai essayées, comme: la méthode de Mann (CUÉNOT 1896, HOLLANDE 1920, 1929); l'hématoxyline-éosine (METALNIKOV 1908); le carmin et l'acide picrique (METALNIKOV 1908); le bleu de méthylène (GLASER 1915); le triacide (KOLLMANN 1908); "Pianese's methylene blue-eosin" <sup>1)</sup> (MUTTKOWSKI 1924) donnent des images cytologiquement peu détaillées qui sont très inférieures à celles obtenues selon la méthode de Pappenheim.

β) examen à l'aide de coupes.

<sup>1)</sup> "Pianese's methylene blue-eosin is methylene blue saturated in a "saturated borax solution, which is later diluted to one-half with saturated "borax, to which one-fifth proportion of eosin 0,5 per cent. in 70 per cent. "alcohol is added. For my purposes I found a one-fifth to one-tenth proportion of the saturated methylene blue better, adding a few c.c. of eosin "saturated in 95 per cent. alcohol." (MUTTKOWSKI 1924, p. 6)

Comme MUTTKOWSKI ne mentionne pas à quelle quantité de la solution il ajoutait "a few c.c. of eosin . . .", il est impossible de composer le mélange dont il se servit. Quant à moi, j'ai composé le mélange suivant:

solution saturée de bleu de méthylène dans une solution saturée de borax	
dans de l'eau distillée:	8 cm <sup>3</sup> ;
solution saturée de borax dans de l'eau distillée:	50 cm <sup>3</sup> ;
solution saturée d'éosine dans de l'alcool à 96 %:	3 cm <sup>3</sup> .

Les coupes sont sans valeur pour l'étude de la cytologie des leucocytes pour les raisons suivantes: quand on procède à la fixation d'un animal entier, les cellules sanguines se ratatinent fortement et subissent, par suite de la technique employée, un changement en affinité à certaines matières colorantes (v.i., pag. 492). C'est pourquoi la technique de la fabrication de coupes sera décrite plus bas (Chapitre II).

### § 3. Examen cytologique des éléments cellulaires du sang de *Carausius morosus* Brunner.

En étudiant le sang de *Carausius* in vivo et en le comparant avec celui des chenilles des Macrolépidoptères et des larves des Coléoptères, je fus frappée par le nombre relativement très grand des leucocytes, particularité qui avait déjà été observée par d'autres auteurs pour certains Orthoptères (p. ex. BALBIANI 1886).

Si on laisse couler le sang de *C. morosus*, dès sa sortie du corps, sur un porte-objet et qu'on l'observe immédiatement sous le microscope, on voit certaines cellules rentrer des pseudopodes, donc s'arrondir, d'un mouvement heurté. La plupart des cellules ont alors une forme plutôt régulière et se présentent sous forme de disques, au centre desquels un épaississement lentiforme indique le plus souvent l'endroit où se trouve le noyau. En comparant les formes que le noyau présente, selon qu'il est observé de son côté étroit ou de son côté large, on peut conclure que le noyau n'a pas la forme d'un corps de révolution, mais qu'il est aplati dans le même sens que la cellule (voir la fig. 1 a et b). À l'opposé de ces cellules en forme de disque, les cellules qui sont remplies de granules fortement réfringents et qui seront décrites plus tard sous le nom de leucocytes granuleux (v.i., pag. 476) ont davantage la forme d'un corps de révolution (voir la fig. 2). Si une goutte de sang frais récoltée sur un porte-objet, n'est pas étendue dans une couche assez mince, il y a plusieurs cellules dans lesquelles on ne peut distinguer de noyau, ce qui amena GRABER (1871) à la conclusion que les noyaux ne se présentent qu'après la mort des cellules.

Après fixation de frottis desséchés au liquide de May-Grünwald et après coloration par la même matière et au moyen du Giemsa, comme nous l'avons décrit dans le paragraphe précédent, on peut découvrir à première vue dans le sang de *Carausius morosus*, chez les larves comme chez les adultes, une grande

diversité de cellules sanguines. En y regardant de plus près – pour des raisons spéciales nous éliminons pour un moment quelques cellules divergentes (voir la catégorie 3) – on est frappé par quelques formes extrêmes, c'est-à-dire des formes qui sont extrêmes par leurs signes caractéristiques, faciles à reconnaître, qui se distinguent par diverses qualités, comme grandeur, structure et couleur du protoplasma, grandeur relative du noyau, etc. Dans un examen encore plus minutieux, on découvre dans les préparations plusieurs exemplaires de chacun de ces prototypes. Les cellules sanguines, qui de cette manière se sont imposées à notre attention, peuvent donc se classer en quelques formes fondamentales relativement peu nombreuses. Chacun de ces groupes de cellules appartenant à un certain prototype, se distingue des autres formes fondamentales par des caractéristiques évidentes, de sorte qu'on peut classer tout le matériel cellulaire, examiné jusqu'ici, dans le nombre en question de groupes. Ces groupes appartenant à une certaine forme fondamentale, nous voulons, nous aussi, les appeler des „types”; le mot „type” est donc ici une norme ayant une valeur réelle, tandis qu'on peut en même temps y classer plusieurs sujets (*typus realis et complexus*). La question est maintenant de savoir quelle partie de tout le matériel cellulaire peut se classer, sans inconvénient, parmi ces types. D'une part nous pouvons en dire – pour la raison mentionnée plus loin de l'existence de formes intermédiaires – que, plus on restreint cette partie, plus il est facile de classer chaque cellule dans un certain type. D'autre part, nous pouvons constater que cela ne peut réussir sans hésitation que pour la moitié des cellules tout au plus. Car, en considérant les autres cellules sanguines, nous constatons qu'elles présentent toutes les formes intermédiaires imaginables entre deux ou parfois plusieurs types projetés. L'existence de ces formes intermédiaires signifie que, si nous considérons l'ensemble du matériel cellulaire, nous ne réussissons pas à répartir entièrement les cellules sur les types, parce que les types projetés ne sont pas nettement séparés dans ce matériel cellulaire. Ce n'est qu'en négligeant les formes intermédiaires, qu'il est possible de poursuivre l'application du classement en types.

Il y a donc dans le matériel plus d'une catégorie de cellules; la 1<sup>re</sup> catégorie contient celles qui se laissent classer, sans difficulté, dans un nombre de types à établir par nous; la 2<sup>e</sup> catégorie renferme les formes intermédiaires entre ces types. Plus on

restreint la 1<sup>e</sup> catégorie, plus les types sont distincts; elle ne contient tout au plus que la moitié du matériel cellulaire.

À côté de ces deux catégories on peut distinguer encore une troisième catégorie, un groupe de cellules très hétérogène, parmi lesquelles nous ne voulons classer que celles qui ne pourraient se ranger dans les deux autres catégories. Chaque préparation n'en contient que quelques cellules, 1 % du total, tout au plus. À ce groupe appartiennent en premier lieu les oenocytoïdes et en outre encore quelques cellules indépendantes, présentant des divergences; nous ne nous occuperons que des premiers.

Nous voudrions classer en une quatrième catégorie les noyaux nus, se trouvant dans toutes les préparations et représentant, peut-être, un stade dégénératif.

Dès maintenant nous signalons, que nous ne donnerons pas de formule leucocytaire du sang de *Carausius morosus*, comme le font METALNIKOV et ses élèves pour la chenille de *Galleria mellonella* L. et d'autres auteurs encore pour d'autres objets. C'est surtout pour les trois raisons suivantes que nous ne le faisons pas: 1°. parce que nous reconnaissons l'existence de formes intermédiaires (catégorie 2); 2°. parce que même la catégorie 1 (la totalité des cellules qui peuvent être classées, sans inconvénient, parmi l'ensemble des types) ne constitue pas une notion constante, mais peut être prise dans un sens plus ou moins large et qu'en outre elle est différente dans les diverses préparations; 3°. parce que, même si on limitait la catégorie 1, il est impossible, jusqu'à présent, d'établir une mesure quantitative pour ce qui doit être compté encore parmi un type déterminé et ce qui déjà doit être considéré comme une forme intermédiaire.

Notre matériel cellulaire de *Carausius* se composait de quelques centaines de préparations, la plupart colorées selon la méthode de Pappenheim. Les descriptions ci-dessous se basent seulement sur du matériel traité selon cette méthode; aucune des cellules ne présente alors un nucléole.

Nous donnerons à présent une énumération et une description des formes de cellules qu'on peut distinguer dans les catégories 1, 2, 3 et 4; parmi la catégorie 1 nous avons cru pouvoir et devoir distinguer les 4 types suivants:

1°. *Proleucocytes*. — De petites cellules de forme à peu près ronde à quelque peu ovale. Le noyau occupe presque toute la cellule et contient une grande quantité de chromatine, qui est disposée en gros granules serrés les uns contre les autres et se



colore en pourpre foncé. Le protoplasma est homogène et se colore en bleu foncé; souvent il s'y présente des vacuoles qui peuvent renfermer chacune un granule rouge vif (fig. 3). Plus ces granules sont grands (diamètre  $\frac{1}{2}$  à  $1\frac{1}{2}$   $\mu$ ), plus leur nombre est en général petit; ils ont tout à fait les mêmes qualités que ceux des macronucléocytes. Parfois on trouve dans les proleucoctes des figures de karyokinèse.

En ce qui concerne les mesures, ce type de cellules est le plus constant. La forme et la grandeur de ces cellules sont moins dépendantes de toutes sortes d'influences lors de la fabrication des préparations, que ce n'est le cas pour les autres types, parce que, abstraction faite de la propre variabilité qui est le propre de toutes les cellules et de tous les types, c'est surtout le cytoplasma qui, en s'étendant plus ou moins, détermine les mesures de la cellule dans la préparation; or, ce type-ci contient peu de cytoplasma.

2°. *Macronucléocytes*. — Des cellules plus grandes, de forme plus ou moins ronde à elliptique (le grand axe n'est qu'un peu plus long que le petit axe), quelquefois fusiformes. Le noyau rond ou elliptique est aussi plus grand que chez le type précédent, mais il occupe une partie plus petite de la cellule et est de structure plus fine. Le cytoplasma est plus abondant que chez les proleucoctes, il se colore aussi homogènement mais d'un bleu moins intense. Chez ces deux types se trouve la même espèce de granulation, de quelques uns à plusieurs grains rouge vif de forme souvent irrégulière se trouvant dans une vacuole incolore. Quand on pratique une coloration de moins de 30 minutes, on ne voit que les vacuoles (fig. 4), quand la coloration est plus longue, les granules contenus dans les vacuoles apparaissent (fig. 5). C'est sans doute la „granulation azurophile” décrite par ZOTTA (1921a). Le nombre par cellule varie de 2 à 40. À côté de ces cellules à granules, il s'en présente d'autres dont le cytoplasma contient un grand nombre de granules très fins qui ne se trouvent pas dans des vacuoles (fig. 6); elles forment peut-être un type intermédiaire entre celui-ci et le type suivant de cellules. Chez les macronucléocytes se trouvent la plupart des figures de karyokinèse (figs 7-9; voir pour la description pag. 518).

3°. *Micronucléocytes*. — Des cellules d'à peu près la même grosseur que celles du type précédent. La forme est en général un peu plus longue et plus mince, ellipsoïdale avec un axe principal relativement plus long, ou fusiforme, c'est-à-dire les

extrémités de la cellule se terminent graduellement en pointe. Les diamètres maximum et minimum des cellules ellipsoïdales, à l'état fixé, sont dans la proportion d'environ 2 à 1. Le noyau rond ou oval se trouve au centre et se colore en pourpre. Le cytoplasma, qui est d'aspect réticulaire dans les préparations, prend la même couleur que le noyau, mais souvent en plus pâle. Il présente dans les préparations qui ont été colorées pendant 30 minutes ou davantage, outre les granules plus gros rouge vif, des granules très fins ressemblant à de la poussière, d'une nuance de rouge un peu plus vif que le cytoplasma et qui ne se trouvent pas dans des vacuoles (fig. 10). Il n'est pas impossible, à mon avis, qu'on ait affaire ici à un artefacte, un précipité de la matière colorante. Parmi quelques centaines de préparations je n'ai jamais trouvé de karyokinèse dans une cellule au protoplasma réticulaire.

4°. *Leucocytes granuleux*. — Ces cellules sont à peu près analogues aux précédentes, aussi bien pour les dimensions de la cellule, que pour la grosseur du noyau. Les leucocytes granuleux ont souvent aussi la forme d'une ellipse. Cette forme fondamentale peut être modifiée de manière à ce que les deux extrémités du grand axe finissent assez rapidement en une courte pointe. La forme en fuseau, qu'on trouvait chez les types précédents, ne se présente pas ici. Le cytoplasma des leucocytes granuleux est rempli entièrement ou en partie de granules d'un diamètre de 1 à 2  $\mu$ , qui se colorent du rouge vif au bleu violet; les granules se trouvant dans une seule cellule n'ont pas nécessairement tous la même couleur. Dans les préparations qui sont colorées durant plus de 30 minutes dans le panchrome ou le Giemsa, ces cellules se présentent comme des masses sombres, granuleuses où l'on ne discerne pas de noyau. Souvent les cellules sont tellement bourrées de ces granules, que, même dans les préparations qui sont colorées pendant peu de temps (10 à 15 minutes), le noyau est tout à fait invisible (fig. 11) ou il transparaît au centre de la cellule comme une tache plus claire que son entourage (fig. 12). Les granules apparaissent dans les macro-nucléocytes et dans les micronucléocytes et surtout dans les formes qui sont intermédiaires entre ces deux types. Quelquefois on trouve des leucocytes granuleux dont les granules sont évidemment tombés et où il est resté de petites vacuoles rondes.

5°. *Formes intermédiaires* (catégorie 2). — À côté des cellules qui peuvent se classer sans inconvénient dans un des quatre

types de catégorie 1, on trouve dans les préparations un nombre à peu près égal de cellules sanguines, qui ne peuvent pas se classer avec certitude, mais qui constituent une riche variété de formes intermédiaires entre les 4 types cités, aussi bien en ce qui concerne la structure des noyaux qu'en ce qui concerne le cytoplasma et les inclusions de celui-ci. On trouve surtout des formes intermédiaires entre les types 1 et 2 et entre les types 2 et 3. Ainsi il y a par exemple des cellules dont le protoplasma se colore en bleu (c'est typique pour les macronucléocytes), tandis qu'il présente non pas une structure homogène, mais plus ou moins réticulaire. Parmi les formes intermédiaires entre les types 2 et 3, on trouve parfois des cellules contenant quelques granules qui présentent l'aspect de ceux du 4<sup>e</sup> type (fig. 13). Elles sont également considérées comme des formes intermédiaires.

6°. *Oenocytoïdes* (catégorie 3). — Des cellules rondes ou presque rondes au protoplasma régulier, finement granulé, coloré en rouge violet. Le noyau est excentrique, pas très grand; la chromatine est groupée en granules réguliers. Ces cellules ne se présentent que dans un pourcentage très petit (moins de 1 ‰), on les reconnaît tout de suite pour des oenocytoïdes à cause de leur couleur et de la position du noyau (fig. 14). Elles sont considérablement plus petites que les oenocytes fixes, qu'on trouve dans les coupes, de sorte qu'on ne pourrait les confondre avec eux. Dans les oenocytoïdes il ne fut pas trouvé de karyokinèses. On ne trouve pas de formes intermédiaires entre les oenocytoïdes et d'autres types de cellules sanguines.

7°. Catégorie 4. — Outre les formes de cellules décrites, on trouve encore dans toutes les préparations un assez grand pourcentage (5 à 12 %) de noyaux roses, grossièrement structurés, autour desquels on ne peut discerner de cytoplasma, bien que parfois la présence de quelques rares granules dans le voisinage, fasse soupçonner l'existence d'un corps de cellule parfaitement hyalin, incolore (fig. 15). Quelquefois on trouve aussi des lambeaux irréguliers de protoplasma à peu près incolore qui pendent à ces noyaux et donnent l'impression que nous avons affaire ici à un stade dégénératif.

#### § 4. Examen cytologique des éléments cellulaires du sang de *Calliphora erythrocephala* Mg.

En observant le sang des larves in vivo, on est frappé par le

fait qu'il contient beaucoup moins de leucocytes que celui de *Carausius*. La composition morphologique du sang dépend fortement de l'âge de l'animal. Chez de vieilles larves, qui ont déjà vidé leur intestin et qui sont donc sur le point d'entrer dans l'état de chrysalide, on ne trouve qu'une espèce de cellules, à peu près sphériques et contenant des granules très réfringents (fig. 16); le noyau n'est pas visible. Chez une larve un peu plus jeune, on trouve outre ces cellules contenant des granules, d'autres cellules (en partie plus grandes), dont le protoplasma est homogène et le noyau bien visible avec le nucléole qu'il contient; ces cellules ont une forme aplatie. Quand on tire du sang du corps de la larve, cette dernière espèce de cellules, en sort en partie rassemblées en grumelots. Les cellules s'aplatissent fortement les unes les autres, comme peuvent le faire les érythrocytes des Vertébrés dans des préparations; il n'est pas question d'une fusion de cytoplasma (fig. 17). Quand une goutte de sang est laissée en repos quelques minutes, il saillit de ces cellules de fins pseudopodes; les cellules qui contiennent des granules gardent beaucoup plus longtemps leurs formes originales.

En frottis également, fait d'après la méthode indiquée à la pag. 470-471, le sang de *Calliphora* donne un aspect bien différent de celui de *Carausius*. Les colorants sont absorbés très vite et très intensément aussi bien par le plasma que par les cellules, de sorte qu'on ne peut se servir pour l'étude de détails cytologiques que de préparations où le sang a été étendu en couche extrêmement mince. On remarque que, même si les animaux sont autant que possible du même âge et que le sang est tiré autant que possible de la même manière, les préparations deviennent très différentes en ce qui concerne le nombre des cellules qu'elles contiennent et l'aspect de ces cellules. Nous n'avons pu élucider si les larves présentent réellement de si grandes divergences, ou si celles-ci proviennent de petites différences dans la façon de tirer le sang. En rédigeant les descriptions qui suivent ci-dessous, j'ai admis que les différents individus du même âge ont à peu près la même composition qualitative du sang et que les différences sont donc la conséquence de circonstances fortuites. C'est pourquoi – en vue des descriptions ci-après – j'ai combiné des observations de préparations provenant de différents animaux du même âge comme si leur ensemble constituait la composition complète du sang de chaque animal de cet âge. En tout une centaine de préparations furent examinés; sauf mention expresse



du contraire, ces préparations furent fixées et colorées, après avoir été desséchées au contact de l'air, d'après la méthode de Pappenheim.

Nous décrirons d'abord la situation chez la vieille larve, ensuite celle chez la larve jeune.

Chez la larve âgée on ne trouve qu'un seul type d'hémocytes, que nous voulons appeler:

1° type. — Pratiquement toutes les cellules sont de ce seul type, aussi bien *in vivo* (voir ci-dessus), que dans des préparations colorées. Ce sont des cellules relativement petites, à peu près rondes, au noyau rond, assez gros, pas nettement délimité, le plus souvent, du cytoplasma, et dans lequel se trouve la substance chromatique finement — et souvent irrégulièrement — divisée. Le cytoplasma coloré en bleu, se présentant sous une forme réticulaire dans les préparations, contient le plus souvent de petits granules rouges situés dans une vacuole (fig. 18). Après que les frottis desséchés du sang de ces vieilles larves eurent été colorés à l'hématoxyline ferrique, on ne discerna pas les „petites granulations albuminoïdes sphériques” décrites et représentées par PÉREZ (1910); toute la cellule se colora en un gris diffus, le noyau étant de teinte un peu plus claire que le protoplasma. Quelquefois se montrèrent dans les préparations traitées de la sorte le nucléole et une fine granulation dans le cytoplasma. Dans ce type de cellules seulement se présentent des figures de karyokinèse (figs 19 et 20).

En observant des préparations faites du sang de jeunes larves, on est frappé par la grande diversité des formes, à l'opposé de celle des larves âgées. Si l'on classe le matériel cellulaire dans les mêmes catégories que pour *Carausius* (pag. 472-474), on peut distinguer dans la 1° catégorie deux types, dont le premier est identique au 1° type décrit pour la larve âgée. À côté de ce 1° type on trouve un

2° type. — Grandes cellules rondes, ellipsoïdales ou ovalaires, dont le noyau assez petit, circulaire ou ovale est difficile à voir, à cause du cytoplasma qui le recouvre et qui est d'aspect réticulaire et coloré en bleu intense (fig. 21). Impossible de discerner des détails cytologiques dans ces cellules par suite du cytoplasma qui se colore très rapidement en nuance foncée.

HENNEGUY (1904, p. 618) considère cette espèce de cellules comme typique pour la larve de *Calliphora*; elles „ne se retrouvent pas dans les autres larves de Muscides.”

3°. Catégorie 2. – Entre les deux types de cellules que nous venons de décrire il se trouve beaucoup de formes intermédiaires qui forment entre elles un passage graduel aussi bien pour la structure que pour le degré de colorabilité du cytoplasma (fig. 22).

4°. Catégorie 3. – Cette catégorie contient les oenocytoïdes peu fréquents. Ce sont des cellules rondes au cytoplasma très finement granulé jusqu'à homogène, coloré en pourpre pâle et contenant un noyau excentrique, relativement petit (fig. 23).

En dehors de ces catégories il se trouve encore quelques autres formes de cellules:

5°. Dans certaines préparations on trouve de gros noyaux ronds, tout à fait analogues aux noyaux des cellules du corps adipeux. On les homologuerait sans doute avec celles-là, n'était-ce qu'on trouve parfois de ces cellules entourées d'une mince couche de protoplasma de nuance claire et de structure réticulaire (fig. 24) et qu'il n'y ait pas d'autre indication dans ces préparations, que le corps adipeux ait été endommagé en tirant du sang. Il n'est pas impossible pourtant que ces cellules soient de jeunes cellules adipeuses. Dans ces cellules ne furent pas trouvé de granules.

6°. Finalement il se trouve encore d'autres cellules de faible coloration, qui, à la fixation, gardent mal leur forme et s'écoulent facilement de sorte que leur contour devient vague. Les noyaux sont tout à fait analogues à ceux des cellules du premier et du deuxième type, mais le cytoplasma est d'une structure beaucoup plus homogène (fig. 25).

Comme il ressort de la description ci-dessus, les cellules sanguines de la larve de *Calliphora erythrocephala* ne se laissent pas classer dans le schéma: macronucléocytes – micronucléocytes.

§ 5. Quelques remarques sur les éléments cellulaires du sang d'autres espèces étudiées dans un but de comparaison.

Je n'ai examiné que peu d'exemplaires des autres espèces d'Insectes qui furent étudiées par moi dans un but de comparaison, de sorte que le matériel ne suffit pas à donner une description spéciale de leurs leucocytes. Je me contenterai donc de quelques remarques. Outre le sang de *Carausius*, celui des larves de *Saperda carcharias* L. est également riche en leucocytes. Quant au sang des chenilles examinées de *Mamestra brassicae* L.,

*Dasychira pudibunda* L., *Pieris rapae* L., *Cossus cossus* L. et *Sphinx ligustri* L., c'est surtout la composition des trois premières espèces qui est fortement analogue à celle de la chenille de *Galleria mellonella* L. selon les descriptions données; il y a une différence très évidente entre micro- et macronucléocytes et les cellules aux sphérules colorées en bleu violet sont fréquentes. Les cellules du sang de *Cossus cossus* et de *Sphinx ligustri* par contre, sont plus régulières, bien que très différentes en ce qui concerne la grosseur, elles sont le plus souvent de forme ronde et une étude superficielle ne permet pas d'y distinguer des types différents. L'aspect du sang de *Gryllotalpa vulgaris* Latr. et de *Forficula auricularia* L. montre une grande ressemblance avec celui de *Carausius*; il n'y a pas une grande différence entre macro- et micronucléocytes; il se trouve un pourcentage considérable de noyaux nus, contrairement à ce qui se présente chez les chenilles, chez lesquelles cette forme ne se trouve pas. Les leucocytes des larves de *Tenebrio molitor* L. sont de forme très variable; à côté de grosses cellules d'un protoplasma homogène (oenocytoïdes), il fut trouvé des macronucléocytes, des micronucléocytes (qui peuvent avoir une forme très capricieuse et contiennent souvent des granules et des inclusions plus grandes) et des cellules à sphérules.

Partie C. Liste des espèces d'Insectes dont les éléments cellulaires du sang ont été décrits ou dont des données ont été assimilées dans une description plus générale du sang de certains groupes systématiques

#### APTERYGOGENEA

##### Thysanura.

<i>Machilis maritima</i> Leach . . .	BRUNTZ 1908
„ <i>polyoda</i> Latr. . . . .	„ „
<i>Lepisma saccharina</i> L. . . . .	„ „
„ <i>aurea</i> Duf. . . . .	„ „
<i>Ctenolepisma lineata</i> Fabr. . . .	„ „

#### PTERYGOGENEA

##### Ephemeroidea

<i>Baëtis bioculatus</i> L. ( <i>Cloë bioculata</i> )	CUÉNOT 1891
---	-------------

## Libelluloidea

## Odonata.

<i>Enallagma</i> spec. . . . .	MUTTKOWSKI 1924
<i>Aeschna</i> spec. . . . .	" "
" <i>grandis</i> L. . . . .	CUÉNOT 1891
" (3 espèces) . . . . .	KOLLMANN 1908
" <i>cyanea</i> Müll. . . . .	" "
<i>Libellula</i> spec. . . . .	MUTTKOWSKI 1924
" <i>depressa</i> L. . . . .	CUÉNOT 1891; KOLLMANN 1908

## Orthoptera

## Saltatoria.

<i>Leptophyes punctatissima</i> Bosc . .	CUÉNOT 1896
<i>Orphania denticauda</i> (ta) Charp. .	HOLLANDE 1911
<i>Phaneroptera falcata</i> Scop. . . .	CUÉNOT 1896
<i>Locusta viridissima</i> L. . . . .	" 1891, 1896
<i>Decticus verrucivorus</i> L. . . . .	" 1896; HOLLANDE 1911
<i>Platycleis grisea</i> Fabr. . . . .	" "
<i>Ephippigera vitium</i> Serv. . . . .	" 1891
<i>Platystolus pachygaster</i> Luc. ( <i>Ephippigera pachygaster</i> ) . . .	VOSSELER 1903
<i>Eugaster Guyoni</i> Serv. . . . .	" " ; HOLLANDE 1911
<i>Nemobius sylvestris</i> Fabr. . . . .	CUÉNOT 1896; HOLLANDE 1911
<i>Gryllus campestris</i> L. . . . .	" " ; " "
" <i>domesticus</i> L. . . . .	" "
<i>Gryllotalpa vulgaris</i> Latr. . . .	" " ; ROOSEBOOM 1937
<i>Oedipoda coerulescens</i> L. . . . .	" " ; KOLLMANN 1908
" <i>miniata</i> Pall. . . . .	" "
<i>Truxalis nasuta</i> L. . . . .	" "
<i>Mecostethus grossus</i> L. . . . .	" "
<i>Stenobothrus bicolor</i> Charp. . . .	" "
<i>Dissosteira</i> spec. . . . .	MUTTKOWSKI 1924
<i>Acridium aegypticum</i> L. . . . .	CUÉNOT 1891, 1896
<i>Melanoplus</i> spec. . . . .	MUTTKOWSKI 1924

## Phasmida.

<i>Carausius morosus</i> Brunner ( <i>Dixippus morosus</i> ) . . . . .	ZOTTA 1921a; ROOSEBOOM 1937
---	-----------------------------



## Dermaptera.

*Forficula auricularia* L. . . . . CUÉNOT 1896; ROOSEBOOM 1937

## Blattaeformia

## Blattariae.

*Blattella germanica* L. . . . . HABER 1926

*Ectobia lapponica* L. . . . . CUÉNOT 1896

„ *livida* Fabr. . . . . „ „

*Periplaneta orientalis* L. . . . . „ „ ; KOLLMANN 1908

„ *americana* Fabr. . . . . „ „

## Mantodea.

*Mantis religiosa* L. . . . . CUÉNOT 1896; KOLLMANN 1908

*Empusa egea* Charp. . . . . „ „

## Coleopteroidea

## Coleoptera.

*Procrustes coriaceus* L. var. *banaticus*

Redtb. . . . . V. GEBHARDT 1932

*Carabus auratus* L. . . . . CUÉNOT 1891

„ *Scheidleri* Pz. *pannonicus*

Csiki var. *Gebhardti*

Bodem. . . . . V. GEBHARDT 1932

„ *Ulrichi* Germ. var. *parvus*

Geh. . . . . „ „

*Dytiscus* spec. . . . . MUTTKOWSKI 1924

„ *marginalis* L. . . . . CUÉNOT 1891; KOLLMANN 1908;  
BARRAT et ARNOLD 1910

*Hydrophilus* spec. . . . . MUTTKOWSKI 1924

*Hydrous piceus* L. (*Hydrophilus*  
*piceus*) . . . . . CUÉNOT 1891; KOLLMANN 1908;  
BARRAT et ARNOLD 1910

*Lampyrus noctiluca* L. . . . . HOLLANDE 1909

*Epilachna chrysomelina* F. . . . . „ „ , 1911

„ *argus* Geoffr. . . . . „ 1911

*Coccinella* spec. . . . . „ „

„ *bipunctata* L. . . . . „ 1909

„ *septempunctata* L. . . . . „ „

*Paramysia oblongoguttata* L. (*Mysia*  
*oblongoguttata*) . . . . . „ „ , 1911

<i>Anatis ocellata</i> L. . . . .	HOLLANDE 1911
<i>Halyzia</i> spec. . . . .	" "
<i>Exochomus 4-pustulatus</i> L. . . . .	" "
<i>Elater</i> spec. . . . .	PAILLLOT 1923a, 1933
<i>Lytta</i> spec. . . . .	HOLLANDE 1911
<i>Meloë</i> spec. . . . .	" "
<i>Blaps mortisaga</i> L. . . . .	CUÉNOT 1891
<i>Tenebrio molitor</i> L. . . . .	ROOSEBOOM 1937
<i>Leptinotarsa</i> spec. . . . .	MUTTKOWSKI 1924
<i>Melasoma populi</i> L. . . . .	HOLLANDE 1911
<i>Timarcha goettingensis</i> L. ab. <i>rugosa</i> Duftschm. ( <i>violaceonigra</i> )	" "
<i>Sermyla(ssa) halensis</i> L. . . . .	" "
<i>Galerucella luteola</i> Müll. . . . .	POYARKOFF 1910
<i>Galeruca monticola</i> Kies. . . . .	HOLLANDE 1909
<i>Lochmaea crataegi</i> Forst. . . . .	" "
<i>Agelastica alni</i> L. . . . .	" 1911
<i>Psylliodes napi</i> F. . . . .	" "
<i>Prionus</i> spec. . . . .	MUTTKOWSKI 1924
<i>Saperda carcharias</i> L. . . . .	ROOSEBOOM 1937
<i>Cionus fraxini</i> de Geer . . . . .	HOLLANDE 1911
<i>Amphimallon solstitialis</i> L. ( <i>Rhizotrogus solstitialis</i> ) . . . . .	CUÉNOT 1891
<i>Melolontha vulgaris</i> L. . . . .	" " ; HOLLANDE 1911; PAILLLOT 1923a, 1933
<i>Oryctes nasicornis</i> L. . . . .	LAZARENKO 1925

## Hymenoptera

<i>Neurotoma nemoralis</i> L. . . . .	PAILLLOT 1933
<i>Athalia</i> spec. . . . .	HOLLANDE 1911
<i>Emphytus</i> spec. . . . .	" "
<i>Tenthredo</i> spec. . . . .	" "
<i>Arge rosae</i> L. ( <i>Hylotoma</i> ) . . . . .	CUÉNOT 1891
<i>Hylotoma</i> spec. . . . .	HOLLANDE 1911
<i>Cimbex</i> spec. . . . .	" "
<i>Trichiosoma</i> spec. . . . .	" "
<i>Vespa</i> spec. . . . .	ANGLAS 1901
<i>Apis mellifica</i> L. . . . .	" " ; MÜLLER 1925; METALNIKOV et TOUMANOFF 1930

## Panorpoidea

## Trichoptera.

<i>Leptocerus</i> spec. . . . .	MUTTKOWSKI 1924
<i>Phryganea</i> spec. . . . .	" "

## Lepidoptera.

<i>Yponomeuta cognatellus</i> Hb. . . . .	HOLLANDE 1911
" <i>padella</i> L. . . . .	HUFNAGEL 1918
<i>Cossus cossus</i> L. ( <i>ligniperda</i> Fabr.)	CUÉNOT 1891; ROOSEBOOM 1937
<i>Pyrausta nubilalis</i> Hb. . . . .	METALNIKOV et CHORINE 1930
<i>Ephestia kühniella</i> Zeller . . . . .	BLAUSTEIN 1935
<i>Galleria mellonella</i> L. . . . .	METALNIKOV 1908, 1927; ZOT- TA 1921a; METALNIKOV et GASCHEN 1922; IWASAKI 1925, 1927
<i>Heterogynis penella</i> Dup. . . . .	HOLLANDE 1913
<i>Malacosoma americanum</i> Fabr. . . . .	GLASER 1917
<i>Cirphis unipuncta</i> Haw. . . . .	" 1915, 1917
<i>Laphygma frugiperda</i> Smith et . Abbot . . . . .	" " " "
<i>Eriogaster lanestris</i> L. . . . .	PAILLOT 1919b
<i>Macrothylacia rubi</i> L. ( <i>Bombyx</i> <i>rubi</i> ) . . . . .	CUÉNOT 1891; HOLLANDE et AGHAR 1928
<i>Smerinthus populi</i> L. . . . .	LANDOIS 1865
<i>Sphinx ligustri</i> L. . . . .	ROOSEBOOM 1937
<i>Chaerocampa elpenor</i> L. ( <i>Pergesa</i> <i>elpenor</i> ) . . . . .	HOLLANDE 1920
<i>Lasiocampa trifolii</i> Esp. ( <i>Bombyx</i> <i>trifolii</i> ) . . . . .	CUÉNOT 1891
<i>Bombyx mori</i> L. . . . .	FORBES 1885; PAILLOT et NOËL 1928; PAILLOT 1930, 1933
<i>Samia cecropia</i> L. . . . .	MAYER 1896
<i>Saturnia pyri</i> Schiff. . . . .	CUÉNOT 1891
<i>Philosamia cynthia</i> Drury ( <i>Satur-</i> <i>nia cynthia</i> ) . . . . .	" "
<i>Dicranura vinula</i> L. ( <i>Harpyia vi-</i> <i>nula</i> ) . . . . .	" "
<i>Lithosia complana</i> L. . . . .	HOLLANDE et AGHAR 1928; AGHAR 1928
<i>Arctia caja</i> L. ( <i>Chelonia caja</i> ) . . . . .	HOLLANDE 1911; PAILLOT 1919b

- Dasychira pudibunda* L. . . . . ROOSEBOOM 1937  
*Lymantria dispar* L. (*Porthetria*  
*dispar*) . . . . . CUÉNOT 1891; GLASER 1915,  
 1917; PAILLOT 1919a, b  
*Euproctis chrysorrhoea* L. . . . . PAILLOT 1919a, 1920d, 1923a  
*Agrotis segetum* Schiff . . . . . " " ; AGHAR 1928  
*Mamestra oleracea* L. . . . . HOLLANDE 1911  
 „ *picta* Harris . . . . . FORBES 1885  
 „ *brassicae* L. . . . . ROOSEBOOM 1937  
*Acronycta rumicis* L. . . . . CUÉNOT 1891  
 „Noctuelle d'aubépine” . . . . . AGHAR 1928  
*Aporia crataegi* L. . . . . HOLLANDE et AGHAR 1928;  
 AGHAR 1928  
*Pieris brassicae* L. . . . . CUÉNOT 1891; KOLLMANN 1908;  
 PAILLOT 1919b, 1930, 1933;  
 PAILLOT et NOËL 1928; HOL-  
 LANDE 1920; HOLLANDE et  
 AGHAR 1928; AGHAR 1928  
 „ *rapae* L. . . . . FORBES 1885; CUÉNOT 1891;  
 MUTTKOWSKI 1924; ROOSE-  
 BOOM 1937  
*Vanessa antiopa* L. . . . . CUÉNOT 1891  
 „ *urticae* L. . . . . PAILLOT 1919b  
*Melitaea cinxia* L. . . . . HOLLANDE 1920, 1929  
 Diptera.  
*Chironomus* spec. . . . . CUÉNOT 1891  
*Calliphora vomitoria* L. (*Musca*  
*vomitoria*) . . . . . VIALLANES 1882  
*Calliphora erythrocephala* Mg. . . . . PÉREZ 1910; ROOSEBOOM 1937  
*Stratiomyia* spec. . . . . MUTTKOWSKI 1924  
*Odontomyia* spec. . . . . " "

## Hemiptera

## Heteroptera.

- Pentatoma rufipes* L. (*Cimex ru-*  
*fipes*) . . . . . CUÉNOT 1891  
*Spilostethus equestris* L. (*Lygaeus*  
*equestris*) . . . . . HOLLANDE 1911  
*Spilostethus saxatilis* Scop. (*Ly-*  
*gaeus saxatilis*) . . . . . " "  
*Pyrrhocoris apterus* L. . . . . " "



*Gerris (Limnotrechus) gibbifer*

Schum. . . . .	POISSON 1924
<i>Belostoma</i> spec. . . . .	MUTTKOWSKI 1924
<i>Nepa cinerea</i> L. . . . .	CUÉNOT 1891; HAMILTON 1931
<i>Notonecta</i> spec. . . . .	MUTTKOWSKI 1924
„ <i>glauca</i> L. . . . .	CUÉNOT 1891

## Homoptera.

<i>Aphis urticae</i> L. . . . .	HOLLANDE 1911
<i>Siphonaphis padi</i> L. ( <i>Aphis padi</i> ). . . . .	„ „
<i>Brevicoryne brassicae</i> L. ( <i>Aphis brassicae</i> ) . . . . .	„ „
<i>Brachycaudus cardui</i> L. ( <i>Aphis cardui</i> ) . . . . .	„ „
<i>Aphis sambuci</i> L. . . . .	„ „
<i>Macrosiphum rosae</i> Réaumur ( <i>Siphonophora rosae</i> ) . . . . .	„ „
<i>Acyrtosiphon</i> ( <i>Microlophium</i> ) <i>car-nosa</i> Buckt. ( <i>Siphonophora urticae</i> Schr.) . . . . .	„ „
<i>Pterocallis juglandis</i> Frisch . . . . .	„ „
<i>Lachnus viminalis</i> L. . . . .	„ „
„ <i>grossus</i> Kalt. . . . .	„ „
„ <i>fasciatus</i> Kalt. . . . .	„ „
<i>Schizoneura lanigera</i> Hausm. . . . .	„ „
<i>Trama troglodytes</i> Heyden . . . . .	„ „
<i>Orthezia urticae</i> L. . . . .	„ „
<i>Pseudococcus farinosus</i> de Geer . . . . .	KAREL ŠULC 1909; HOLLANDE 1911
<i>Pulvinaria camelicola</i> Sign. . . . .	TEODORO 1911
„ <i>vitis</i> L. . . . .	„ „
<i>Lecanium oleae</i> Bern. . . . .	„ „
„ <i>hesperidum</i> L. . . . .	„ „

## Partie D. Discussion des résultats

§ 1. Facteurs influençant l'aspect morphologique des éléments cellulaires du sang et vérification de la valeur de cet aspect au moyen de recherches.

Quand on veut examiner au moyen des données morphologiques à quel point les formes décrites par les divers auteurs

peuvent être considérées comme analogues, la question se pose d'abord de savoir si les globules du sang de différentes espèces d'Insectes sont comparables entre eux. L'examen démontre qu'à côté d'une grande conformité des éléments cytologiques dans le cadre de toute la classe des Insectes – conformité qui permit à KOLLMANN (1908) et à HOLLANDE (1911) d'en faire une classification pour toute cette classe –, il y a aussi des différences entre les divers groupes d'Insectes. HOLLANDE (1911) décrit un nombre de formes cellulaires se trouvant dans le sang, qui sont caractéristiques pour des espèces ou des groupes déterminés d'Insectes, comme les adipoleucocytes de *Pyrrhocoris apterus* L., les „cellules „cirières libres” des Coccides, etc. Mes propres recherches ont démontré en outre qu'il y a une grande différence entre l'aspect du sang de *Carausius morosus* Brunner et *Calliphora erythrocephala* Mg., tandis que celui de ces deux espèces diffère de nouveau de celui des chenilles examinées des Macrolépidoptères. Le sang de *Carausius* donne une impression plus homogène que celui de *Pieris rapae* L. par exemple; les cellules de *Carausius* ne sont pas si différentes en forme et grosseur, mais un examen plus précis montre, cependant, entre les cellules de la préparation des différences cytologiques analogues à celles qui ont été décrites à plusieurs reprises pour le sang des Macrolépidoptères.

Un autre point dont il faut tenir compte, quand on veut comparer les données morphologiques des auteurs, est la circonstance que l'état physiologique où se trouve l'animal quand on lui tire du sang peut avoir une influence sur l'aspect cytologique de celui-ci. Le plus souvent les auteurs se contentent de mentionner s'ils ont examiné une larve ou un adulte de l'espèce nommée, sans dire dans quel état nutritif se trouvaient les animaux, dans quel stade se trouvait une larve, si une mue était prochaine ou récente, etc. v. GEBHARDT (1932) relate minutieusement dans quelles circonstances se trouvent ses animaux d'expérience, d'autres auteurs mentionnent qu'ils emploient des animaux autant que possible du même âge et se trouvant dans les mêmes conditions.

PAILLOT et NOËL (1928) ont démontré qu'une différence dans l'état nutritif peut amener en effet une différence dans la cytologie du sang: ils trouvèrent dans le protoplasma des micronucléocytes de *Bombyx mori* L. et de *Pieris brassicae* L. des inclusions spéciales après un temps de jeûne et durant la mue. En ce qui concerne l'influence de l'état nutritif sur le pourcentage des différents ty-

pes de globules sur le tout, les auteurs ne sont pas d'accord. TATEIWA (1928) n'observa chez des chenilles de *Galleria mellonella* qu'il laissa jeûner qu'au 9<sup>e</sup> ou 10<sup>e</sup> jour, quand la chenille fut près de mourir, un petit changement dans la formule leucocytaire. ZOTTA et JONESCU (1929), dont je n'ai pu me procurer la publication, trouvent par contre, d'après un résumé dans le „Zoologischer Bericht" une inversion de la formule leucocytaire. Ils comptèrent chez des chenilles en état de jeûne de *Galleria* 64% de micronucléocytes et 23% de macronucléocytes contrairement à resp. 32,9% et 48,7% à l'état normal. Quand ils nourrirent abondamment les chenilles après le jeûne, la formule rede vint normale après quelques jours. AGHAR (1928, p. 95) trouve également des différences quantitatives; il constate que pendant la mue les macronucléocytes fusiformes de quelques espèces de chenilles augmentent en nombre, durant la nymphose les cellules à sphérules. Quant aux macronucléocytes, les résultats des deux dernières recherches sont d'accord, car durant la mue les chenilles ne prennent aucune nourriture et sont donc dans un état de jeûne. En examinant le sang de *Calliphora*, je constatai que la composition des éléments formés du sang est autre chez la larve plus âgée que chez la larve jeune. Chez les jeunes larves surtout il se trouve, à côté des petites cellules décrites comme 1<sup>o</sup> type (pag. 479), beaucoup de grosses cellules du 2<sup>o</sup> type (pag. 479), qui diminuent chez la larve plus âgée, en nombre et en dimension, et qui font pratiquement défaut dans les préparations du sang de la larve âgée. Jusqu'à quel point cette différence manifeste entre le sang des larves jeunes et âgées, qui apparaît dans les frottis, est conforme à la réalité, c'est ce qu'il faut contrôler à l'aide de coupes d'animaux du même âge que ceux dont furent faits les frottis. Quand on étudie des séries de microtome on trouve que chez les larves de *Calliphora* non seulement il se présente des amas de cellules sanguines dans les derniers segments, dans la cavité péricardiale, donc au même endroit où on avait tiré le sang pour en faire des frottis, mais aussi que la composition de ces masses de cellules concorde avec celle des frottis chez les jeunes et les vieilles larves.

D'autres auteurs ont également constaté une différence entre les formules leucocytaires de différentes phases de développement. HOLLANDE (1909, p. 277) remarque que dans le sang de Coccinellides se trouvent beaucoup de cellules à sphérules et peu de sphérules libres; dans celui des coléoptères adultes de cette

espèce par contre peu de cellules à sphérules mais beaucoup de sphérules libres; chez les larves de *Psylliodes napi* Fabr. les cellules à sphérules ne se présentent qu'après la 2<sup>e</sup> mue. ANGLAS (1901, p. 405) trouve quelque chose d'analogue: chez les jeunes larves d'abeilles il ne rencontre qu'une seule espèce de leucocytes, mais chez les larves adultes il peut en distinguer deux. D'après HOLLANDE et AGHAR (1928) les proleucocytes sont plus fréquents chez les jeunes chenilles que chez les chenilles âgées des Lépidoptères examinées par eux, BLAUSTEIN (1935) trouve la même chose chez *Ephestia kühniella* Zeller.

Il n'y a pas seulement ces changements naturels qui peuvent avoir une influence sur la composition du sang, mais aussi des changements d'ordre expérimental, comme le tirage du sang. LAZARENKO a démontré (1925, p. 449) pour la larve d'*Oryctes nasicornis* L. que cette opération a des suites: après une perte de sang il trouva un grand nombre de „indifferente Blutzellen” (v.s., pag. 453/454), qui autrement ne se trouvent pas dans le sang et qui proviennent des cellules encore plus petites (5<sup>o</sup> type) qui se trouvent, en ces circonstances, dans les organes lymphogènes, et qui ensuite continuent à se différencier dans le sang circulant.

L'influence d'une lésion comme, par exemple, celui résultant d'une injection ou d'une saignée, n'a jamais été étudiée, que je sache, et doit encore être examinée. Il me semble bien possible qu'une réaction traumatique intervienne; et que – par exemple – principalement une espèce déterminée de cellules prenne part à la guérison de la plaie, ce qui comporterait que pendant ce temps cette espèce occuperait dans le sang circulant et les préparations qui en sont faites, un pourcentage plus petit que ce ne serait le cas pour un animal normal. Je vois en cela l'une des causes possibles pour la diminution du pourcentage de „leucocytes” (dans le sens de METALNIKOV = micronucléocytes) dans les frottis, quand on pratique chez la chenille de *Galleria mellonella* L. des injections de substances qui sont phagocytées, que ce soit des matières organiques ou anorganiques, des organismes indifférents ou pathogènes. Plusieurs auteurs (p. ex. DURHAM 1892; CUÉNOT 1896; METALNIKOV 1908, 1924; IWASAKI 1927) décrivent comment il se forme alors dans le corps de la chenille des nodules leucocytaires afin d'enkyster la matière injectée (voir chap. III), mais peu d'entre eux examinent de quelle forme de cellules sanguines les capsules sont construites principalement. IWASAKI a approfondi cette question et constate que



chez *Galleria* c'est surtout une forme de cellules qui est intermédiaire entre la forme a et b (des cellules qui sont analogues aux macronucléocytes - forme a -, et aux micronucléocytes - forme b -) (v.s., pag. 460) et quand il paraît que, cinq heures après l'injection d'une suspension de celloïdine, les cellules du type a forment un pourcentage beaucoup plus petit, dans les frottis, que chez des chenilles normales, il conclut que les capsules sont formées par des cellules qui naissent, en un temps très bref, de la forme a et qui, par conséquent, sont soustraites au sang circulant. En rapport avec ceci, nous devons remarquer que les nombres que donne IWASAKI, s'accordent mal avec ce qui a été observé par METALNIKOV (1922; 1924, p. 818), TATEIWA (1928), METALNIKOV et GASCHEN (1922) aussi chez *Galleria*, par PAILLOT (1919c) et AGHAR (1928, p. 95) chez d'autres chenilles, c'est-à-dire que les micronucléocytes diminuent en pourcentage peu après une injection de microbes, tandis que les macronucléocytes par contre augmentent fortement en pourcentage. Cette contradiction s'explique peut-être par le fait, remarqué par AGHAR (1928, p. 95), que „des éléments étrangers inertes tels que le „carmin ou l'encre de Chine" sont abondamment phagocytés surtout par les macronucléocytes, tandis que les micronucléocytes seraient plutôt plus actifs contre une infection microbienne. La controverse HOLLANDE-PAILLOT en ce qui concerne le pouvoir phagocytant des macronucléocytes (v.i., pag. 530), pourrait peut-être en partie se résoudre en cela. Les nombres que METALNIKOV et CHORINE (1930, p. 286) trouvent chez *Pyrausta nubilalis* Hb., après une injection de microbes, démontrent que le déplacement dans la proportion numérique des différentes formes de cellules sanguines n'est pas également fort pour toutes les espèces d'Insectes. Tout ceci démontre clairement qu'un examen expérimental des causes de ces phénomènes est nécessaire pour pouvoir les interpréter.

La technique appliquée pour la fabrication de la préparation est d'une grande influence sur les qualités que présentent les cellules dans des frottis et des coupes. Les granules se trouvant dans les macronucléocytes de *Carausius* ne se colorent pas du tout après traitement avec la plupart des matières colorantes, mais après coloration pendant 30 minutes ou davantage au Giemsa, ils se colorent en rouge vif. En colorant moins longtemps, on peut distinguer les vacuoles où sont situés les granules, mais les granules mêmes ne deviennent visibles qu'après une coloration plus

longue. Le fait que HOLLANDE (1911, p. 305-308) et PAILLOT (1923) diffèrent dans la description qu'ils donnent des cellules du sang de la larve de *Melolontha vulgaris* L., doit peut-être s'attribuer aussi à l'emploi d'une technique différente. L'usage de fixatifs acides et de diaphanol („Chlordioxydessigsäure") peut influencer fortement l'affinité de certains éléments de la cellule pour des matières colorantes acides ou basiques, comme KOLLMANN (1908, p. 22 et suiv.) l'a décrit minutieusement pour les granulations des leucocytes des Invertébrés. Il est donc préférable de ne se servir que de fixatifs et de colorants neutres. Mais quand on fait des coupes d'Insectes cela n'est pas possible, parce que ces sujets doivent tremper quelque temps dans du diaphanol, afin d'être coupés avec plus de facilité.

Pour examiner l'influence du diaphanol, je mis quelques frottis du sang de *Carausius*, qui avaient été fixés au moyen d'alcool-éther, et rincés longuement dans de l'alcool à 80%, pendant deux heures dans du diaphanol; ensuite je les colorai au Giemsa. La couleur que prirent les cellules fut différente de celle qu'elles prennent dans des préparations qui sont traitées avec des liquides neutres; noyaux et protoplasma prennent une teinte bleu violet et on ne voit pas de granulation. D'autres facteurs encore influencent la colorabilité des hémocytes dans des coupes, entre autres la fixation qui se fait plus lentement dans l'animal entier que dans les frottis minces et qui présente les mauvaises qualités des frottis fixés „par voie humide" (v.i., pag. 493). Le séjour dans une étuve à 67°, dans de la paraffine fondue, n'est pas non plus sans effet sur l'aspect des cellules. Cela devient évident, quand on met des frottis pendant quelques heures trempés dans de la paraffine dans une étuve. Après coloration au Giemsa on ne voit alors aucune granulation et peu de différence de couleur entre le noyau et le cytoplasma. Ces constatations démontrent que l'étude de coupes ne donnera aucun résultat utile pour la cytologie du sang des Insectes. Aussi ne me suis-je pas servie des images des globules du sang dans des coupes pour la description des cellules (v.s., § 3-5).

Les résultats publiés par AGHAR (1928, p. 31) prouvent également que l'usage de méthodes différentes peut donner de grandes différences. Dans la préparation d'une jeune chenille (3<sup>e</sup> mue) de *Pieris brassicae* faite „par voie sèche" (cela veut dire: fixée après être séchée à l'air) et par coloration aux „éosinates", „à la soude de bleu de méthylène Hollande", il trouve sur 500

leucocytes comptés 26% de micronucléocytes et 53,7% de macronucléocytes; dans une préparation, par contre, qui a été faite du sang de la même chenille „par voie humide” (c'est-à-dire fixée en état d'humidité) et par coloration à l'hémalum, il trouve 41% de micronucléocytes et 38% de macronucléocytes. Évidemment la technique suivie a donc une influence importante sur l'aspect cytologique du sang, au moins sur une partie des cellules, ce qui constitue un phénomène incompréhensible, à moins qu'il n'y ait un grand pourcentage de formes intermédiaires qui sont modifiées dans un sens ou dans l'autre suivant le traitement suivi. AGHAR ne tire pas de ce fait la conclusion, évidente à mon sens, qu'un tel traitement quantitatif du matériel n'a qu'une valeur nulle ou infime. En outre, la variabilité individuelle en ce qui concerne le pourcentage des macro- et des micronucléocytes est assez importante chez diverses chenilles de la même espèce. AGHAR (1928, p. 35) compte chez la chenille de *Galleria mellonella* L., dans des préparations faites par voie humide, 18 à 40% de micronucléocytes, tandis que ce chiffre varie de 30 à 50% dans des recherches par voie sèche. METALNIKOV et GASCHEN (1922, p. 247) trouvent 42,7 à 50,4%, IWASAKI (1925) trouve 34,3 à 43,8%, IWASAKI (1927, p. 328) 44,7%<sup>1)</sup>, TATEIWA (1928, p. 791) 30,0 à 37,5% — tous ces auteurs travaillent par voie sèche — ZORTA et JONESCU (1929) trouvent 32,9%. La diversité de ces nombres provient, non seulement de quelques petites différences dans la fixation et la coloration, mais aussi de différences individuelles des chenilles examinées. Il serait à désirer, que les auteurs mentionnent toujours, à côté des moyennes calculées, les nombres trouvés pour chaque chenille séparément.

En considérant qu'outre l'incertitude résultant de la subtilité de la technique cytologique et de la variabilité individuelle, mentionnées ci-dessus, il se présente encore la difficulté de ne pas savoir si le sang est toujours soutiré dans les mêmes conditions, il faut bien arriver à conclure avec KOLLMANN (1908, p. 132), qu'il est „parfaitement illusoire” de procéder à un traitement quantitatif du matériel cellulaire. Il faut tenir compte de ces considérations dans l'appréciation des nombres qui sont donnés,

---

1) IWASAKI avait déjà remarqué dans la même publication (p. 326), qu'on ne saurait tracer nettement la limite entre la forme a (macronucléocytes) et la forme b (micronucléocytes), puisque ces deux groupes se fondent. S'il se résout quand même à donner des pourcentages pour ces cellules, il ne faut pas négliger le fait susmentionné pour agréer ces nombres.

malgré ce qui précède, dans ce chapitre et dans le suivant.

Même lorsqu'on se sert des mêmes liquides, les résultats peuvent être sensiblement différents à cause de la durée plus ou moins longue de la coloration. Si un frottis du sang de *Carausius morosus* ne reste que 10 à 12 minutes dans le colorant de Giemsa, comme NAEGELI le prescrit (1923, p. 13) pour le sang humain, les macronucléocytes ne montrent pas de granulation; celle-ci ne devient visible qu'après une coloration de 30 minutes ou davantage. On obtient également des différences considérables, si les préparations ne sèchent pas assez vite ou de manière incomplète avant d'être fixées. Dans le deuxième cas le plasma sanguin se colore souvent, quand on se sert de la méthode de Pappenheim, en bleu intense, ce qui nuit à la visibilité des cellules qui prennent, elles aussi, une teinte bleu diffus et ne montrent pas de détails cytologiques. Si le frottis n'est pas séché assez vite, ce qui arrive le plus souvent parce que la couche de sang est trop épaisse, il se produit dans les cellules des changements de forme et de structure; le protoplasma, surtout celui des micronucléocytes, commence à s'écouler, de sorte que la cellule n'est plus nettement délimitée et souvent il se présente dans le cytoplasma et le noyau des vacuoles, qui ne se trouvent pas dans des préparations en couche très mince, séchées rapidement. Ainsi je crois que les vacuoles, se trouvant dans le noyau et le cytoplasma de certaines cellules représentées par v. GEBHARDT (1932), qui pour le reste sont parfaitement analogues aux autres cellules, doivent être considérées comme des artefactes provenant de ce que la préparation a été séchée trop lentement. La dite „multipolare „Form” des cellules sanguines larvaires du même auteur peut également résulter de la même cause. Le contour de l'illustration qu'il donne de cette „multipolare Form” rappelle celui des cellules en état de division de *Carausius*, explosant facilement.

La méthode de MUTTKOWSKI (1924) citée ci-dessus à la page 443, qui selon l'auteur montre les corpuscules „relashed and in „the midst of their activities”, me semble d'une valeur très douteuse, parce que ses résultats diffèrent fortement de ce que décrivent les autres auteurs. Aussi je regrette que WEBER dans son Manuel (1933, p. 463) s'orientant exclusivement sur MUTTKOWSKI, donne comme seule classification celle de ce dernier. Les cellules des préparations de *Carausius* que j'ai traitées selon la méthode de MUTTKOWSKI et fixées au moyen du mélange indiqué



par lui (v.s., la note à la page 471), ont l'air de se désorganiser et d'être, en outre, mal fixées. La cavité périnucléaire que MUTT-KOWSKI regarde comme caractéristique pour les leucocytes, ne résulte probablement que d'une contraction du noyau durant une fixation trop lente. Cette contraction ne se présente parmi toutes les méthodes employées que quand on applique celle-ci.

L'épaisseur du frottis n'influence pas seulement la couleur des cellules dans une préparation, mais aussi les dimensions qu'elles prennent. Plus la couche est mince, plus les cellules s'étendent et par conséquent plus les dimensions deviennent grandes. Il y a une différence considérable entre les dimensions, selon qu'on mesure les cellules dans des coupes, ou dans des frottis. Cela peut résulter du fait que dans les coupes on mesure ce qui n'est pas nécessairement la coupe la plus grande de la cellule, mais certainement cela dépend aussi de ce que, dans des frottis minces, on se trouve devant des cellules affaissées et dans des coupes, devant des cellules ratatinées. Si l'on mesure les cellules dans des préparations qui sont traitées de manières différentes, il se trouve que les dimensions diffèrent considérablement. Dans le tableau à la page 496, nous avons donné le diamètre le plus grand des cellules de *Carausius morosus*, ce qui ne donne pas, il est vrai, une idée exacte de la proportion entre les volumes des cellules, puisque la forme des leucocytes varie en ce qui concerne l'aspect de leur surface de plus ou moins ronde à elliptique ou fusiforme, et que l'épaisseur des cellules peut également varier, mais ce qui constitue pourtant la seule méthode assez rapide, pour pouvoir mesurer, dans les grandes quantités nécessaires, les cellules vivantes qui dégénèrent si vite.

Ce tableau démontre que les mesures qu'on trouve pour des cellules qui n'ont pu garder leur forme originale, qu'elles soient vivantes – et alors c'est par suite de la pression de la lamelle – ou fixées (après avoir été étendues en couche mince), sont considérablement plus grandes que celles qu'on trouve pour des cellules se trouvant soit vivantes dans une goutte pendante, soit fixées en couche épaisse. Les mesures de cellules se trouvant dans des frottis qui ont été fixés par voie humide ne diffèrent pas beaucoup de celles trouvées pour des cellules se trouvant dans une goutte pendante. Les cellules *in vivo* se trouvant dans une goutte pendante ne furent mesurées qu'après avoir eu l'occasion, pendant une minute, de s'arrondir, après quoi elles gardent leur forme pendant quelque temps. Ce n'est que les cellules granu-

Plus grand diamètre en $\mu$	Nombre de cellules																Nombre total de cellules mesurées	Valeur moyenne
	3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	36	39	42	45	48		
Goutte pendante .	2	28	140	169	73	52	50	25	11								550	15,03 $\pm$ 0,21 $\mu$
Vivant entre lame et lamelle . . . .				17	49	111	96	90	84	45	30	16	8	3	1		550	25,25 $\pm$ 0,26 $\mu$
Préparation fixée et colorée par voie hu- mide . . . . .	1	16	68	152	139	77	60	17	12	6	2						550	16,17 $\pm$ 0,21 $\mu$
Préparation très mince, fixée et colo- rée par voie sèche			2	9	28	60	75	85	126	96	54	15					550	27,87 $\pm$ 0,24 $\mu$
dito			10	44	87	100	108	103	79	17	2						550	22,29 $\pm$ 0,22 $\mu$
dito	1	9	29	56	86	84	73	100	64	34	11	3					550	23,07 $\pm$ 0,28 $\mu$

Pour l'explication de ce tableau voir la page 495-497.

lées qui gardent une forme plus étendue; c'est pourquoi elles fournissent les représentants des classes aux dimensions les plus grandes. Quand une goutte de sang est mise entre lame et lamelle, un certain nombre de cellules crèvent, surtout les plus grandes, de sorte que le protoplasma s'étend. Comme la limite originale de la cellule n'est plus visible alors, le plus souvent, nous avons mesuré le diamètre le plus grand de toute la masse de protoplasma, ce qui explique les très grandes dimensions de certaines cellules. Les 3 dernières lignes du tableau, donnant les nombres qui furent trouvées en mesurant des cellules dans trois préparations différentes, traitées autant que possible de la même manière, démontrent que la valeur moyenne du diamètre des cellules mesurées dans diverses préparations, varie; cela doit provenir, d'un côté, de la variabilité individuelle des animaux qui ont fourni le sang, de l'autre côté, des petites différences inévitables dans la façon d'étendre la goutte de sang. À propos des faits mentionnés ci-dessus, il me semble impossible de faire usage de cette manière simple pour démontrer de façon certaine des changements éventuels dans la longueur moyenne des corpuscules provenant de l'âge, d'une perte de sang ou d'autres causes physiologiques équivalentes. Il n'est pas du tout question que les cellules étendues se trouvant dans les préparations prennent cette forme parce qu'elles ont été frottées dans une direction déterminée, puisque les cellules ne sont pas situées avec leur grand axe dans la direction où la préparation a été étendue, mais qu'elles sont placées de manière irrégulière dans toutes les directions, même obliquement sur la direction du frottis.

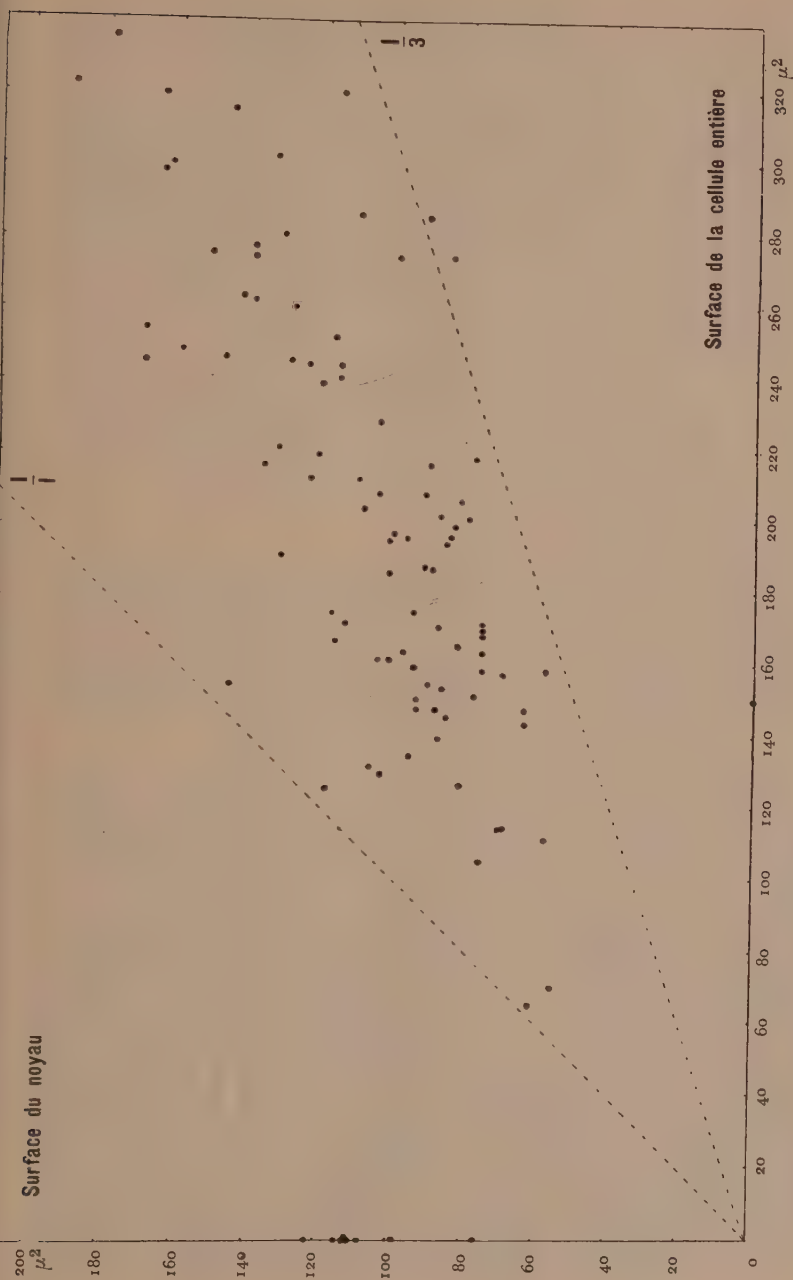
Quant aux cellules de la 1<sup>o</sup> catégorie (v.s., pag. 473), on peut dire en général que plus les cellules possèdent de protoplasma par rapport au noyau, plus la cellule a une forme longue. La plus grande quantité de protoplasma se trouve dans les micronucléocytes, de sorte que ces cellules-là se placent dans les classes qui ont le plus grand diamètre. Pour un matériel cellulaire qui se compose aussi bien de cellules rondes que de cellules étendues, il est peu utile de ne donner qu'un seul diamètre, si l'on veut comparer les cellules entre elles. Surtout pour les cellules fusiformes on trouve des valeurs qui donnent une impression trop grande de ces cellules en comparaison de celles qui sont de forme plutôt arrondie. Cet inconvénient disparaît si l'on mesure la surface des cellules comme elles se présentent dans la préparation. Reste naturellement l'influence de l'épaisseur de la pré-

paration sur la dimension des cellules; cette faute, par contre, augmente beaucoup lorsqu'on mesure la surface de la cellule au lieu du diamètre. La surface ne convient donc pas non plus comme mesure absolue – c'est pourquoi nous ne l'avons pas mentionnée dans les descriptions des paragraphes précédents –; pour trouver un chiffre proportionnel, afin de comparer diverses cellules dans un champ de cellules, cette mesure convient mieux, cependant, que le diamètre.

On peut mesurer des surfaces à l'aide d'un planimètre, après avoir dessiné le contour des cellules au moyen d'un prisme à dessin. J'ai eu l'occasion de me servir d'un pantographe, modifié spécialement en vue de dessiner minutieusement des préparations histologiques (fig. 26), et qui m'a permis de dessiner exactement le contour de la cellule et du noyau pour un certain nombre de leucocytes de *Carausius morosus*. Cet instrument était construit de la manière suivante: à l'endroit où, dans un pantographe ordinaire se trouve le crayon (marqué de a), était montée une boîte contenant une petite lampe, tandis qu'à l'endroit (marqué de b) où se trouve ordinairement le traçoir, était fixé un crayon. Dans la face supérieure de la boîte se trouve un trou minuscule, à travers lequel passe un petit faisceau de rayons qui frappe un miroir, placé au-dessus du trou sous un angle de  $45^\circ$  et projetant le point lumineux dans la préparation en passant par un prisme à dessin adapté au microscope. En faisant bouger le crayon, on peut faire exécuter au petit point lumineux dans la préparation chaque mouvement désiré. En faisant suivre à ce point lumineux le contour des cellules et des noyaux, on peut les dessiner sur le papier. J'ai pu ainsi dessiner un certain nombre de cellules dans un agrandissement de  $5000 \times$ . La surface des noyaux et des cellules entières est calculée ensuite à  $1 \text{ cm}^2$  près, en mesurant les contours à l'aide d'un planimètre polaire. En divisant par  $5000^2 = 25.000.000$ , la surface réelle des noyaux et des cellules dans la préparation est calculée.

Les mesures ainsi trouvées n'ont aucun rapport connu en comparaison avec les mesures des cellules vivantes et n'ont une certaine valeur que pour autant qu'elles peuvent servir de base pour comparer entre elles les cellules dans une préparation. Comme le noyau et le protoplasma sont mesurés, on peut aussi comparer le rapport suivant:  $\frac{\text{surface noyau}}{\text{surface cellule entière}}$  comme il se présente dans les préparations et voir si les cellules se désagrègent





Graphique I: rapport  $\frac{\text{surface noyau}}{\text{surface cellule entière}}$  mesuré sur 100 cellules dans un frottis fixé et coloré du sang de *Carausius morosus*.

distinctement dans un groupe de macronucléocytes et un groupe de micronucléocytes. Dans le graphique I (p. 499) nous avons pointé pour 100 cellules d'un individu du 5e stade sur l'abscisse les surfaces des cellules entières, sur l'ordonnée celles des noyaux, de sorte que le rapport de ces deux valeurs est représenté par un point. Dans cette figure le point sur l'abscisse (à 150) représente une cellule granulée tellement bourrée de granules, qu'on ne peut plus distinguer le noyau. Les points sur l'ordonnée représentent des noyaux nus (v.s., pag. 477: 7°), autour desquels ne se trouve pas de protoplasma, à ce que je crois (pour cette raison je ne les ai pas considérés comme des cellules et ne les ai donc pas placés sur la ligne qui fait un angle de 45° avec les deux axes). Ces points sur l'ordonnée ne représentent donc pas les proleucocytes, qui se trouvent, eux, près de la ligne qui fait un angle de 45° avec les deux axes. D'après ce graphique toutes les cellules à deux cellules près, se trouvent entre

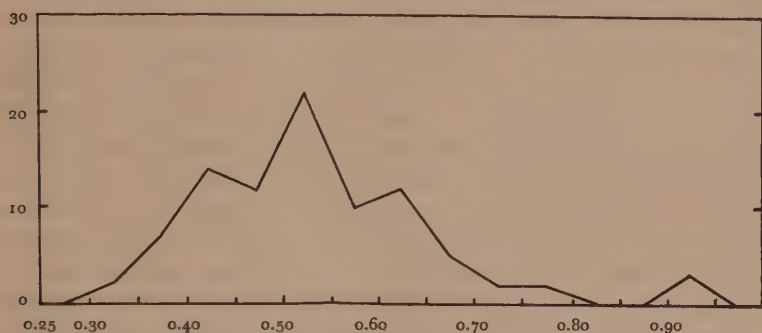
$$\frac{\text{surface noyau}}{\text{surface cellule entière}} = 1 \text{ et } \frac{1}{3}.$$

Le graphique montre un champ de points épars; on ne distingue pas d'amoncellement distinct pour des rapports déterminés (= des lignes faisant un angle déterminé avec l'abscisse); des amoncellements d'un autre caractère manquent aussi. Ce n'est que parmi les proleucocytes (qui se reconnaissent d'ailleurs tout de suite avec certitude dans les préparations) qu'il y en a qui paraissent bien visibles.

Quand on calcule pour chacune de ces cellules le rapport  $\frac{\text{surface noyau}}{\text{surface cellule entière}}$  et qu'on groupe le matériel ainsi obtenu dans des classes de 0,05, les nombres sont divisés comme il est représenté dans le graphique II (pag. 501).

Dans ce second graphique, c'est de nouveau les 3 exemplaires susmentionnés parmi les proleucocytes, qui sont seulement délimités distinctement des autres cellules. La partie gauche de la courbe donne l'impression qu'elle soit peut-être composée de 3 courbes à sommet unique, dont – suivant les caractéristiques décrits dans la paragraphe 3 – celle se trouvant le plus à gauche devrait être formée par des micronucléocytes, celle du centre par des formes intermédiaires et celle qui se trouve le plus à droite par des macronucléocytes. Quand on examine cependant les cellules mesurées, en ce qui concerne leur structure cytoplasmique, il se trouve que les cellules dont le rapport

$\frac{\text{noyau}}{\text{cellule}}$  est petit, n'ont absolument pas toutes le cytoplasma pourpre, réticulaire, qui est typique pour les micronucléocytes. À côté de cellules granulées, il se présente aussi parmi ces cellules à coefficient très petit un certain nombre à protoplasma bleu homogène, ce qui est autrement caractéristique pour les macronucléocytes; on trouve ensuite encore beaucoup d'autres formes intermédiaires en ce qui concerne la structure du cyto-



Graphique II: Courbe de fréquence du rapport  $\frac{\text{surface noyau}}{\text{surface cellule entière}}$  calculé pour 91 cellules se trouvant dans un frottis fixé et coloré de *Carausius morosus*.

plasma. On ne pourrait donc soutenir que le sommet gauche n'est dû qu'à un amoncellement de micronucléocytes typiques, se trouvant à cet endroit. Quant au troisième sommet, en partant de gauche, on peut dire également qu'il ne provient pas seulement d'un amoncellement de macronucléocytes typiques, parce qu'il s'y trouve également d'autres types de cellules. Il est vrai, qu'un matériel de 100 cellules seulement est trop restreint pour pouvoir en tirer des conclusions, mais: 1° une préparation ne contient le plus souvent qu'une centaine de cellules environ, suffisamment bien étendues, fixées et colorées pour qu'il vaille la peine de les mesurer; 2° le traitement décrit ci-dessus prend beaucoup de temps et 3° on peut présumer, en se basant sur l'expérience acquise par l'étude de ces 100 cellules, que même pour un matériel considérablement plus étendu il serait impossible de faire une division nette entre les groupes des macronucléocytes et ceux des micronucléocytes de *Carausius morosus*.

## § 2. Essai d'homologation de types décrits d'éléments cellulaires du sang des Insectes.

Malgré toutes les incertitudes et les difficultés décrites ci-dessus, je crois qu'il est quand même utile d'essayer, en se basant sur les données morphologiques citées dans la partie A et sur les figures données par les auteurs et qui ne peuvent être reproduites ici, d'arriver à une comparaison et une homologation des différents types de cellules décrits par les divers expérimentateurs. J'ai cru pouvoir l'entreprendre, puisque la situation n'est pas telle, qu'une espèce déterminée d'Insectes possède seulement des formes de cellules spécifiques qui ne sauraient être comparées à celles d'autres espèces. Le fait est, que quelques auteurs (KOLLMANN 1908; HOLLANDE 1911) retrouvent les mêmes types de cellules chez des représentants de tous les ordres d'Insectes qu'ils ont examinés.

La division la plus importante, qui a été donnée d'abord par PAILLOT (1919b) est la division en macro- et en micronucléocytes. Cette division n'avait pas été faite de la même manière par les auteurs antérieurs et elle n'est pas aussi évidente pour le sang de tous les Insectes que pour celui des chenilles des Macrolépidoptères pour lesquelles PAILLOT la fit. Pourtant ces types ont pu être retrouvés par moi, avec quelque difficulté, chez toutes les espèces que j'ai examinées (v.s., pag. 466-468), sauf chez la larve de *Calliphora* et il se trouve toujours un pourcentage assez grand des représentants typiques de ces groupes pour justifier le maintien de cette division suivant la grosseur relative du noyau et suivant la structure et la colorabilité spécifique du protoplasma.

Avant PAILLOT les auteurs faisaient une autre division. Le stade I de QUÉNOT (1896) comprend un groupe de petites cellules qui contiennent peu de protoplasma et qu'il considère comme des cellules germinatives. HOLLANDE (1911) donna à cette espèce de cellules le nom de „proleucocytes”. D'abord PAILLOT aussi (1919b) traita ces cellules comme un groupe à part sous le nom de „petits macronucléocytes” à l'opposé des „macronucléocytes „fusiformes”, mais plus tard il abandonne cette subdivision (PAILLOT 1923a, 1930, 1933; PAILLOT et NOËL 1928, p. 111) à cause de leur limite peu nette et dès lors il ne parle que de „macronucléocytes”.

La dénomination de „proleucocytes” est adoptée par les auteurs suivants: HUFNAGEL (1918), POISSON (1924), HOLLANDE et AGHAR (1928), HAMILTON (1931), par TEODORO (1912) com-



me „proleucociti”; je m'en sers moi-même pour les cellules les plus petites du sang de *Carausius*. À en juger d'après les descriptions et les figures, les types suivants de cellules des autres auteurs sont identiques aux proleucocytes: les „jeunes globules sanguins” de BRUNTZ (1908), les „leucocytes hyalins au stade I” de KOLLMANN (1908), les „jeunes leucocytes” de POYARKOFF (1910), les “small round cells” de BARRAT et ARNOLD (1910), les “minute amoebocytes” de GLASER (1917), le type a de PAILLOT (1919a), les „lymphocytes” de METALNIKOV et GASCHEN (1922), les „kleine Rundzellen” de MÜLLER (1925), les „indifferenten Zellen” de LAZARENKO (1925), le “stage no 2” de HABER (1926) et le 1° type de BLAUSTEIN (1935).

LAZARENKO est le seul à trouver un type de cellules qui soit encore plus petit que les proleucocytes, à savoir la 5° forme, qui ne se présente qu'après une perte de sang.

Ce ne sont pas seulement les proleucocytes, mais aussi les cellules plus grandes à protoplasma abondant, homogène, plus ou moins basophile, qui se trouvent, à mon sens, dans les groupes suivants: les „macronucléocytes” de PAILLOT (1923a, 1928, 1930, 1933), d'AGHAR (1928), de PAILLOT et NOËL (1928); ensuite: le 1° type de METALNIKOV (1928); le 1° type chez *Melolontha* et le 2° type chez *Elatér* de PAILLOT (1923a), les “chromophil leucocytes” de MUTTKOWSKI (1924), les „proleucocytes” de METALNIKOV et TOUMANOFF (1930), le 1° type de METALNIKOV et CHORINE (1930). IWASAKI identifie dans sa publication de 1927 sa forme a du sang de *Galleria* aux proleucocytes de HOLLANDE, après l'avoir identifiée en 1925 aux macronucléocytes de PAILLOT, probablement dans la conviction que ces deux notions sont adéquates. Comme sa description de la forme b ressemble davantage à celle des micronucléocytes de PAILLOT qu'à celle des phagocytes de HOLLANDE, il faudra comprendre sous la forme a tous les macronucléocytes et non pas seulement les proleucocytes.

Certains auteurs mettent à part un type de cellules qui ressemble, quant à la structure du noyau et du protoplasma aux macronucléocytes, mais qui en diffère par la forme; il est appelé fusiforme ou séléniforme. Comme les cellules sont de forme variable, la forme ne me semble pas être un critérium sur lequel puisse se fonder une classification. Il est très probable qu'un macronucléocyte ordinaire s'étire de façon à devenir fusiforme, en certaines circonstances. HOLLANDE (1911, p. 303) regarde ces cellules étirées en fuseau comme de jeunes phagocytes; HOL-

LANDE et AGHAR (1928) remarquent qu' „à l'approche de la „nymphose, les macronucléocytes peuvent devenir fusiformes". Chez *Carausius morosus*, qui ne connaît pas de nymphose, il se trouve aussi des macronucléocytes fusiformes, dans une préparation plus que dans l'autre, sans qu'on puisse expliquer ce fait; il semble donc y avoir des circonstances différentes, capables de provoquer temporairement cette forme. Les „macronucléocytes „fusiformes" sont cités et distingués par PAILLOT (1919b), AGHAR (1928), ensuite comme 3° type chez *Eugaster* par VOSSELER (1903), comme „cellules séléniformes" par POYARKOFF (1910) et comme 2° type par LAZARENKO (1925). Il ne faut pas confondre avec ces cellules fusiformes se trouvant dans le sang larvaire, les histioblastes se présentant durant la métamorphose, et qui peuvent avoir la même forme, p. ex. les „myoblastes imaginaires" de POYARKOFF (1910), les „éléments séléniformes" de POISSON (1924), les "seleniform elements" de HAMILTON (1931).

Certains auteurs distinguent encore, outre les proleucocytes et les micronucléocytes, un groupe de cellules identiques au 2° type de PAILLOT (1919b); ce sont les „leucocytes jeunes" de HUFNAGEL (1918), le type c de PAILLOT (1919a), le 2° type de METALNIKOV et GASCHEN (1922), bien que ces auteurs les identifient avec les proleucocytes de HOLLANDE, les „leucocytes jeunes" de POISSON (1924), les „Bildungszellen" de MÜLLER (1925), le "stage no 1" de HABER (1926), les „macronucléocytes" de HOLLANDE et AGHAR (1928), le 2° type de BLAUSTEIN (1935), les "young leucocytes" de HAMILTON (1931) et aussi les „macronucléocytes" décrits par moi pour *Carausius*.

La distinction de PAILLOT (1919b) en macronucléocytes et micronucléocytes n'est adoptée par HOLLANDE qu'en 1928. Avant ce temps il réunissait les macronucléocytes, à l'exception des proleucocytes, et les micronucléocytes sous le nom de phagocytes (HOLLANDE 1911, HOLLANDE et AGHAR 1928). Cette classification différente en proleucocytes et phagocytes d'un côté et en macro- et micronucléocytes, de l'autre côté, a probablement donné lieu, à plusieurs reprises, à de la confusion et à des contradictions, puisqu'on croyait que les phagocytes de HOLLANDE ne comprenaient que les grands macronucléocytes de PAILLOT, qui phagocytent des microbes dans un degré bien moindre que les micronucléocytes. Quand HOLLANDE constate (1911, p. 319), que se sont en général les phagocytes qui englobent des particules, il entend par là aussi les micronucléocytes et non pas seule-

ment les macronucléocytes, comme le croyait PAILLOT (1923a, p. 194). Sont identiques aux phagocytes de HOLLANDE: les leucocytes hyalins au 2° type de CUÉNOT (1896), les „leucocytes hyalins au stade II” de KOLLMANN (1908), les „globules en voie „d'évolution” de BRUNTZ (1908), les „phagocytes” de BARRAT et ARNOLD (1910), les „fagociti” de TEODORO (1912) et le 1° type de GLASER (1917).

À l'opposé des macronucléocytes, plusieurs auteurs représentent et décrivent un type de cellules dont le noyau est relativement petit et dont le protoplasma montre, dans des frottis colorés, une structure plus granuleuse et peu d'affinité pour les colorants. PAILLOT les appela (1919b, 1928, 1933) micronucléocytes. Présentent les mêmes caractéristiques: le 2° type de METALNIKOV (1908), les „leucocytes âgés ou phagocytes” de HUFNAGEL (1918), le type b de PAILLOT (1919a), les „leucocytes „ou phagocytes” de METALNIKOV et GASCHEN (1922), les „leucocytes âgés” de POISSON, les „amebocytes” de MUTTKOWSKI (1924), les „Leucocyten” de MÜLLER (1925), la forme b d'IWASAKI (1925, 1927), le „stage no 3” de HABER (1924), les „micro„nucléocytes” de PAILLOT et NOËL (1928), d'AGHAR (1928), de HOLLANDE et AGHAR (1928), le 2° type de METALNIKOV et TOUMANOFF (1930) et de METALNIKOV et CHORINE (1930), les „old „leucocytes” de HAMILTON (1931), le 3° type de BLAUSTEIN (1935) et les micronucléocytes décrits par moi chez *Carausius*.

Dans la plupart des espèces d'hémocytes il peut se présenter des granules acidophiles; dans la partie B, § 3, j'en ai décrit diverses formes pour les proleucocytes, les macro- et les micronucléocytes, tandis que j'ai distingué sous le nom de leucocytes granuleux un type constant de cellules à granules très uniformes. Plusieurs auteurs mentionnent la présence de granules dans les cellules du sang, mais une description détaillée de leur aspect manque le plus souvent; ce ne sont que ZOTTA (1921a) et PAILLOT et NOËL (1928) qui approfondissent la question de ces inclusions. Le premier décrit une „granulation azurophile” (il n'entend pas par là que le granule prend une couleur bleue, mais qu'il possède une affinité pour l'éosinate d'azur de méthylène, qui le colore en rouge), qui se présente „dans toute la série des leucocytes „hyalins” et est sans doute la même qui est mentionnée plus haut chez les proleucocytes et macronucléocytes de *Carausius*. Les inclusions décrites par PAILLOT et NOËL pour *Pieris brassicae* et *Bombyx mori*, qui se présentent dans les micronucléocytes durant

les mues et qui sont visibles, sous forme de granules rouges après la coloration des mitochondries, selon Kull, ne purent être retrouvées par Mlle M. C. VREEDE au cours de recherches sur *Carausius* faites au Laboratoire Zoologique de Leyde. Précédemment (1920d), PAILLOT avait trouvé dans les micronucléocytes des chenilles d'*Euproctis chrysorrhoea* injectées avec certains microbes, des inclusions réfringentes qui sont d'abord basophiles, ensuite neutrophiles et finalement „chromatophiles”. Ces descriptions ne démontrent clairement que le fait qu'il peut se présenter des granulations de caractère très divergent, souvent temporaire; s'il y a un certain rapport entre ces formes divergentes, c'est une question qui reste ouverte.

Outre ces granulations qui se présentent temporairement, en certaines circonstances, la plupart des auteurs distinguent des cellules contenant des granulations toujours présentes, chez des représentants de divers ordres d'Insectes sous les noms de „cellules à granules” et „cellules à sphérules”. Plusieurs d'entre ces cellules granulées seront sans doute identiques aux espèces susmentionnées, mais les descriptions le plus souvent incomplètes rendent la comparaison impossible. La question se pose en outre de savoir, si les „sphérules” et au moins certains de ces „granules” sont des choses fondamentalement différentes, ou bien si la différence consiste seulement dans les dimensions plus grandes des sphérules.

KOLLMANN (1908, p. 208) qui examina des représentants de la plupart des ordres d'Insectes, dit qu'on trouve toutes les formes intermédiaires des granules aux sphérules; les figures de HOLLANDE (1911) démontrent la même chose; quand on compare par exemple la figure d'un „leucocyte granuleux” du sang de la larve de *Melolontha vulgaris* L. (fig. 45) avec celle d'une „cellule „à sphérules arrivée à maturité” de la même larve (fig. 48), la principale différence se trouve être la dimension des inclusions acidophiles. Les jeunes sphérules acidophiles ne sont pas plus grands non plus que les inclusions de couleur rouge dans les leucocytes granuleux de la larve d'*Epilachna argus* L. (fig. 41). On pourrait se figurer que les sphérules représentent un stade postérieur dans le développement de certains granules, comme le croit HOLLANDE (1911). Chez certains ordres d'Insectes (p. ex. les Orthoptères) ce stade ne serait pas atteint. Quand on se sert de la méthode de Pappenheim, les granules plus petits deviennent le plus souvent rouges, quelquefois violets ou bleu



violet; les sphérules, pour autant qu'ils ne restent pas incolores, prennent une teinte bleu violet. Il est possible que cette différence en colorabilité ne provienne pas tant d'une différence dans la composition chimique que de la grosseur des granules. HOLLANDE (1911) constate que les jeunes sphérules ne se résolvent pas dans l'alcool, l'éther, etc., les sphérules âgés au contraire se résolvent. La différence que METALNIKOV et CHORINE (1930, p. 280) font pour *Pyrausta nubilalis* Hb., entre sphérules bleus et incolores provient donc probablement de l'âge des sphérules. En tout cas ces questions nécessiteraient un examen cytologique et physiologique comparé plus minutieux. Quant au caractère des granules, nous pouvons dire pour les leucocytes granuleux de *Carausius* qu'il est à peu près impossible qu'ils constituent une source de nourriture de réserve, comme KOLLMANN le décide (1908) pour *Carcinus maenas* L. (p. 209), car on ne peut constater aucun changement dans l'aspect des granulations et dans la fréquence des leucocytes granuleux, ni chez les animaux qui jeûnent, ni chez ceux qui sont depuis longtemps en train de pondre des oeufs.

À défaut de données concernant les granules et les sphérules, je devrai me contenter d'énumérer ici les formes de cellules à inclusions, qui ont été décrites par les auteurs comme des types distincts. Ce sont: les cellules du 3° type de CUÉNOT (1896), les „leucocytes granulés” de KOLLMANN (1908), les „globules adultes” de BRUNTZ (1908), les „leucocytes granuleux” de HOLLANDE (1909, 1911), les „leucocytes granulés” de POISSON (1924), les cellules du 3° type de LAZARENKO (1925), les „leucocytes with granular inclusions” de HAMILTON (1931) et les cellules de *Carausius morosus* appelées par moi „leucocytes granuleux”. Ensuite: les „amibocytes de réserve = corpuscules mûrifformes” de CUÉNOT (1891), les cellules du 3° type de METALNIKOV (1908), les „mulberry corpuscles” de GLASER (1915), les „cellules à sphérules” de KOLLMANN (1908), de HOLLANDE (1909, 1911, 1913), de POYARKOFF (1910), de HOLLANDE et AGHAR (1928), d'AGHAR (1928), les „cellules sphéruleuses” de PAILLOT (1919b) et de METALNIKOV et GASCHEN (1922), les cellules de la forme c d'IWASAKI (1925, 1927), les „cellules sphérulées” de METALNIKOV et CHORINE (1930) et les „micronucléocytes à sphérules” de PAILLOT (1923a, 1933); DEGENER (1928) traduit cellules à sphérules par „Kügelchenzellen”. Chez les auteurs plus anciens, qui ont décrit le sang d'Insectes après des observations in vivo,

il y a peut-être confusion entre cette espèce de cellules et les „Körnchenkugeln” (WEISMANN 1864) se présentant durant la métamorphose, c'est-à-dire des phagocytes chargés de morceaux de muscles larvaires, d'autant plus que VIALLANES (1882) leur avait donné le nom de „granules mûriformes”. De plus, VIALLANES traduisit fautivement le mot „Körnchenkugeln” par „boules à noyaux”, un nom qui, plus tard, est emprunté par ANGLAS (1901), après que GANIN (1876), avec plus d'exactitude, les eut intitulées „amas de sarcolytes”, ne comprenant pourtant pas, lui non plus, qu'on avait affaire à des cellules. Après une suggestion de METCHNIKOFF (1883, p. 150), KOWALEWSKY est le premier (1885, 1887) à les reconnaître comme des leucocytes qui ont phagocyté. Il maintient la dénomination de „Körnchen-kugeln”, qui est maintenue par beaucoup d'auteurs postérieurs qui se sont occupés de la métamorphose des Insectes (p. ex. SUPINO 1900) ou bien traduite: „sphères de granules” (PÉREZ 1910), „sferula di granuli” (BERLESE 1900b).

Chez certains Insectes les corpuscules du sang peuvent contenir, outre des granules, des vacuoles au contenu graisseux. Elles furent décrites d'abord par HOLLANDE (1911) comme „adipoleucocytes”, ensuite par TEODORO (1912) comme „adipoleucociti”, par HUFNAGEL (1918) et POISSON (1924) comme „leucocytes à „inclusion grasse”.

Enfin il peut se présenter chez les leucocytes des inclusions de cire; c'est le cas pour quelques Hémiptères; HOLLANDE (1911) les appelle „cellules cirières libres”, TEODORO (1912) „cellule „ceripare libere”.

Le type de cellules rondes ou ovoïdes au protoplasma le plus souvent homogène, acidophile et au noyau petit et rond, situé de façon excentrique, que POYARKOFF (1909, 1910) appela „oenocytoïdes”, est un type à part qui n'est pas relié aux autres types par des formes intermédiaires, comme le sont tous les autres groupes de cellules. Elles ont été souvent confondues avec les cellules fixes, beaucoup plus grandes appelées „Oenocythen” par WIELOWIEJSKI (1886) et dénommées ainsi, fautivement, par PAILLOT (1919b), METALNIKOV et GASCHEN (1922, p. 245), METALNIKOV (1924), TATEIWA (1928), METALNIKOV et CHORINE (1930). Sous le nom d'„oenocytoïdes” elles sont décrites dans les publications suivantes: POYARKOFF (1908, 1910), HOLLANDE (1911, 1920c), PAILLOT (1920a, 1923a, 1930, 1933), PAILLOT et NOËL (1928), HOLLANDE et AGHAR (1928), AGHAR

(1928). TEODORO (1912) les appelle à l'exemple de HOLLANDE „enocitoidi”, POISSON (1924) invente le nom „oenocytes leuco-cytoïdes”. À ce groupe appartient ensuite, comme le remarque PAILLOT (1923a), le type des „leucocytes à granules” de HUFNAGEL (1918); puis le type d de PAILLOT (1919a) et la forme d'IWASAKI (1924, 1927).

Plusieurs formes cellulaires citées dans la partie A n'ont pu trouver place dans cette comparaison, d'une part, parce que les auteurs ne virent le sang qu'in vivo (p. ex. NEWPORT 1845, JONES 1846, VOSSELER 1903), d'autre part parce qu'une technique s'écartant fortement de la technique ordinaire avait été employée (p. ex. v. GEBHARDT 1932, LAZARENKO 1925), enfin, peut-être aussi parce que les leucocytes de certains Insectes possèdent des caractères qui s'écartent de l'ordinaire, p. ex. *Elater*, *Melolontha* (PAILLOT 1923a), *Calliphora* (v.s., pag. 477 et suiv.).

## CHAPITRE II

### MORPHOGÉNÈSE POSTEMBRYONNAIRE DES LEUCOCYTES

#### Partie A. Aperçu historique

En ce qui concerne l'origine et le développement des cellules du sang des Insectes durant leur vie postembryonnaire et la possibilité d'établir une série morphogénétique des différentes sortes de cellules, certains auteurs ont des opinions très formelles, tandis que d'autres ne se croient autorisés qu'à émettre une vague supposition, ou se refusent même entièrement à énoncer une supposition.

Plusieurs auteurs ont trouvé dans le corps de certains Insectes des amas de cellules ressemblant à des cellules sanguines, inclus ou non, dans une espèce de tissu conjonctif qui ressemble plus ou moins à celui qui se trouve dans les organes lymphogènes des Vertébrés. La plupart de ces formations, décrites comme des organes lymphogènes, ne sont rien autre, probablement, que des organes phagocytaires ou même des amoncellements temporaires de cellules sanguines à un point déterminé. Les descriptions données sont le plus souvent superficielles et quand il y a des illustrations, elles laissent place aux doutes. Avant de déclarer qu'une masse cellulaire constitue un organe lymphogène, il faut bien qu'on établisse qu'il s'y trouve au moins un amoncellement de noyaux et une fréquence mitotique augmentée. Cette dernière

n'est mentionnée clairement que par HEIDENHAIN (1891), ZAWARZIN (1911) et LAZARENKO (1925). Le premier auteur trouva chez des chenilles (il ne mentionne pas les espèces examinées) des „feste Leucocytenlagerstätten”, qui sont arrangés de façon segmentaire et dans lesquels les cellules se divisent par mitose; il ne dit rien de la structure de ces organes, de sorte qu'il n'est pas certain, qu'on ait affaire ici à des foyers lymphogènes fixes.

ZAWARZIN (1911, p. 493) considère les „Ostiumorgane” (v.s., pag. 468) trouvés par lui chez des larves d'*Aeschna* comme des organes lymphoïdes. Ils consistent en un tissu réticulaire provenant des adventitia de la paroi du coeur, rempli de leucocytes. Des substances injectées (encre de Chine, carmin) sont phagocytées à un degré très peu élevé par ces organes, situés de façon segmentaire dans la partie antérieure de l'abdomen, tandis que les „phagocytäre Organe”, situés à des endroits analogues dans les deux segments postérieurs de l'abdomen, résorbent ces matières en grandes quantités. Il ne décrit aucune différence structurale entre les „Ostiumorgane” et les „phagocytäre Organe”. Il remarque seulement que dans les segments où sont situés les „phagocytäre Organe” les ostioles sont ouverts, tandis que, par contre, les „Ostiumorgane” ferment complètement les ostioles situés plus à l'avant. Il me semble possible que le sang en circulation qui, par suite de cette situation, est conduit sans doute le long des „phagocytäre Organe”, amène la plupart des particules à ces organes, tandis que les „Ostiumorgane”, même s'ils ont un pouvoir phagocytaire aussi grand que les „phagocytäre Organe”, ne peuvent recueillir que peu de particules à cause de l'apport peu considérable du sang.

LAZARENKO (1925, p. 454) trouva, après avoir soutiré du sang chez une larve d'*Oryctes nasicornis* L., un grand nombre de mitoses dans un organe situé sur l'intestin tout près des corpora alata, lequel avait l'aspect d'un organe lymphogène, tandis que dans le sang circulant il ne trouva jamais de mitose. Je crois pouvoir conclure de ce qui précède, que ZAWARZIN aussi bien que LAZARENKO ont trouvé de véritables organes lymphogènes chez des Insectes d'ordres complètement différents.

Plusieurs auteurs ont décrit des organes phagocytaires (KOWALEWSKY 1886, 1889; CUÉNOT 1896; DAWYDOFF 1904a et b) dans lesquels se trouvent des cellules ressemblant à des leucocytes mais auxquels ces auteurs n'attribuent pas de pouvoir lymphogène. KOLLMANN (1908, p. 221) croit que ces organes ont bien



une fonction lymphogène, mais qu'ils n'ont pas été reconnus comme lieux de formation des leucocytes par suite du caractère phagocytant des cellules sanguines se trouvant en eux. CUÉNOT avait regardé d'abord (1887; 1891, p. 391) les cellules péricardiales comme les cellules initiales des cellules sanguines, tout comme BALBIANI (1886); SCHÄFFER croyait pouvoir considérer comme telles, chez *Xyphonomeuta*, le corps adipeux et la matrice des trachées; selon cet auteur les organes lymphogènes se trouveraient à d'autres endroits du corps pour d'autres genres d'Insectes. Aucun de ces auteurs ne mentionne une fréquence de division élevée et leurs figures ne sont pas convaincantes non plus. Ce ne sont que les observations faites après une perte de sang, qui puissent donner une indication plus sûre. Restent comme seules descriptions suffisamment documentées d'une formation localisée des cellules sanguines celles de ZAWARZIN (1911) et de LAZARENKO (1925).

À ceux qui acceptent l'existence d'organes lymphogènes déterminés s'oppose un certain nombre d'auteurs qui croient, que les cellules sanguines ne sont plus reformées après le développement embryonnaire, mais qu'elles ne se multiplient que par la mitose dans le sang en circulation. CUÉNOT (1896) après avoir vu les mitoses dans des frottis du sang, les considère comme la seule manière de multiplication des leucocytes et il ajoute: „Il n'y a „naturellement pas de glande lymphatique” (p. 332). Plus tard (1899) il émet l'opinion que les leucocytes qui sont chargés de particules phagocytées „s'arrêtent en particulier dans les points „où la circulation est ralentie”, „simulant ainsi des organes phagocytaires fixes”.

KNOLL (1893), KOSCHEVNIKOV (1900), BARRAT et ARNOLD (1911), GLASER (1917, p. 5), KOLLMANN (1908), BRUNTZ (1908) ne trouvent pas d'organes qui puissent être considérés comme lieux de formation des leucocytes tandis que d'autres auteurs ne s'occupent pas du tout de la question si les hémocytes des Insectes ont un lieu d'origine fixe durant le développement post-embryonnaire.

La division des leucocytes semble pouvoir se faire aussi bien par mitose que par amitose. La présence d'amitoses est mentionnée par: CUÉNOT (1896, p. 313; 1897, p. 159) pour le stade II, BARRAT et ARNOLD (1911, p. 161) chez *Dytiscus marginalis* L., MUTTKOWSKI (1924; v.s., pag. 444) chez les „amebocytes”, MÜLLER (1925, p. 17) dans le 1<sup>o</sup> type et IWASAKI (1925, p. 582) dans la

„forme b”. Il est curieux que BARRAT et ARNOLD n'aient trouvé que de l'amitose chez *Dytiscus*, de la mitose chez *Hydrous piceus*, les deux processus toujours dans les “phagocytes”, pas dans les “small round-cells”.

KOLLMANN (1908, p. 130) croit, que le phénomène, que CUÉNOT avait appelé amitose, doit être considéré comme une fragmentation du noyau sans qu'une division du cytoplasma doive la suivre nécessairement. Or, la fragmentation du noyau ne semble pas se présenter fréquemment chez les Insectes; on ne la trouve mentionnée que rarement, de sorte que cette question ne peut pas être résolue ici.

Des mitoses, par contre, sont trouvées dans le sang en circulation par tous les auteurs, à l'exception de LAZARENKO (1925), qui – comme nous avons dit plus haut – trouva que la mitose était restreinte à des cellules se trouvant dans des organes lymphogènes, de MÜLLER (1925, p. 17) et de HABER (1926, p. 76). Ces deux derniers auteurs ont travaillé avec le sang d'Insectes adultes, chez lesquels la fréquence mitotique est, selon toute probabilité, plus petite que chez des larves, parce qu'il est connu que les adultes ont moins de leucocytes que les larves. Les mitoses sont trouvées par tous les auteurs surtout chez les macronucléocytes, spécialement chez les petits, en d'autres termes, chez les proleucocytes. Suivant PAILLOT (1923a, p. 195) cependant, toutes les autres formes de globules sanguins sont également capables de se multiplier par la karyokinèse.

PAILLOT et NOËL (1928, p. 112) ont étudié le processus de la karyokinèse in vitro chez *Pieris brassicae* L., après avoir rendu le sang incoagulable en injectant de l'acide nucléique selon les indications de Doyon. En ces circonstances il se présente, en effet, un changement de la structure de la substance du noyau, mais ils ne constatèrent pas de chromosomes. Dans les figures faites d'après du matériel fixé on trouve bien une désagrégation de la chromatine, p. ex. CUÉNOT (1896), BRUNTZ (1908), KOLLMANN (1908), HOLLANDE (1911), HUFNAGEL (1918), PAILLOT (1923a, pl. I; 1933, fig. 107).

Si l'on veut examiner, si les mitoses dans le sang en circulation suffisent au besoin de remplacer les corpuscules en dégénérescence par de nouveaux corpuscules sanguins, il faudrait connaître: 1° le rapport entre le nombre des cellules se trouvant en mitose et celui des cellules se trouvant en dégénérescence à des moments donnés du développement de l'animal, 2° la durée

de temps que prend une mitose et une dégénérescence et 3° la répartition de la fréquence de ces deux processus sur la vie de l'animal. Aussi la remarque de CUÉNOT (1896, p. 313), que le nombre des mitoses serait „au moins égal à celui des formes „dégénérées” n'a qu'une valeur très douteuse. PAILLOT et NOËL (1928), qui ont observé la mitose in vitro ne mentionnent pas, malheureusement, combien de temps prend ce processus et en outre il n'est pas impossible que la durée de ce processus ne soit pas identique à celle d'une mitose se faisant en des circonstances normales.

Pour autant que je sache, on n'a jamais émis d'opinion sur la durée d'une dégénérescence. Quant au cours de ce processus, les opinions diffèrent. CUÉNOT (1896, 4° type, p. 312) établit que les cellules deviennent plus petites, tandis que le protoplasma conserve une forte colorabilité et que le noyau, finalement, se désagrège. KOLLMANN (1908, p. 131) décrit le processus comme une pyknose suivie de karyorrhexis. BRUNTZ (1908, 4° type, p. 481) constate chez les Thysanoures, que le noyau devient hypochromatique et qu'en outre, dans d'autres cellules, il se présente une nécrobiose granuleuse (p. 482). HOLLANDE (1911, p. 301) décrit les marques de dégénérescence des phagocytes des Coléoptères comme: „la pycnose du noyau, suivie de karyorrhexis et . . . une „vacuolisation prononcée du protoplasme”. PAILLOT (1919b) croit possible que son 4° type soit un stade de dégénérescence provenant d'une hypertrophie du noyau, bien que dans ces cellules il se trouve également des mitoses. Le sort final de ces cellules qui se désorganisent serait selon quelques auteurs (CUÉNOT 1896, p. 314; HOLLANDE 1911, p. 301; v. GEBHARDT 1932, p. 534) qu'elles sont englobées et digérées ensuite par les phagocytes.

Bien que le développement ne puisse être suivi dans du matériel fixé, plusieurs auteurs ont établi des probabilités, suivant lesquelles ils croient que la morphogénèse se fait. L'opinion de certains d'entre eux se manifeste déjà par les noms qu'ils donnent aux divers types de corpuscules, p. ex. BRUNTZ 1908 (v.s., pag. 446-447), HUFNAGEL 1918 (v.s., pag. 458), POISSON 1924 (v.s., pag. 464-465), HABER 1926 (v.s., pag. 450), HAMILTON 1931 (v.s., pag. 465) et KOLLMANN 1908 (v.s., pag. 441-442). Ce dernier conclut (p. 204) que: „*les leucocytes des Invertébrés constituent une série cellulaire essentiellement monophylétique.*”

CUÉNOT (1896, p. 313) se figure que le développement des

hémocytes irait du type décrit par lui sous 1° au type 4° en passant par 2° et 3°; ANGLAS (1901, p. 406) croit que les deux formes qu'il trouve chez les Hyménoptères adultes proviennent par voie de différenciation du seul type cellulaire qui se trouve chez de jeunes larves. POYARKOFF (1910, p. 344) fait dériver les phagocytes aussi bien que les cellules à sphérules des proleucocytes, ainsi que le fait HOLLANDE (1911) pour les phagocytes et les leucocytes granuleux (p. 288), les cellules à sphérules (p. 302), les adipoleucocytes (p. 292) et les cellules cirières libres (p. 297/298). PAILLOT par contre (1923a, p. 194) regarde les cellules à sphérules comme des micronucléocytes modifiés. Selon MUTT-KOWSKI 1924 (v.s., pag. 443) les cellules décrites par lui sous le nom de "amebocytes" proviennent des "chromophil leucocytes". LAZARENKO (1925, p. 451-453) se figure que le développement se fait, chez la larve d'*Oryctes nasicornis* L., de la manière suivante: les „Urzellen" se développeraient dans les organes lymphogènes de façon à devenir des „indifferente Zellen"; celles-ci se déga-geraient et se différencieraient dans le sang en circulation de manière à devenir des „Rundzellen", des „spindelförmige Zellen" et des „körnige, eosinephile Zellen". METALNIKOV (1908, p. 576) s'exprime prudemment de la manière suivante, en décrivant le 2° type: „Selon toute probabilité, ces cellules repré-sentent des stades plus anciens que les précédents". Dans des publications postérieures il ne parle plus de la g n se des h mocytes.

AGHAR (1928, p. 69),   propos du fait, constat  par lui, que tous les types de cellules sont plus ou moins capables d'englober des microbes, se laisse entra ner   croire que „cette activit , d -ploy e   la fois par tous les  l ments d'un m me sang" est une „indication suffisante" pour expliquer „l'origine commune de „toutes ces formes cellulaires et leur accorder, suivant HOLLANDE, „leur formation aux d pens du *Proleucocyte*".

Aucun des exp rimentateurs ne semble  tre d'avis que les oenocyto des proviennent  galement des proleucocytes. POISSON (1924, p. 137, 138) est le seul   donner son opinion. Il d clare que les oenocyto des chez les H mipt res aquatiques proviennent des oenocytes par voie de bourgeonnement des derniers. Apr s avoir circul  pendant quelque temps avec le sang, ils se fixeraient entre les lames de tissus graisseux et se d velopperaient en oenocytes.

Il n'y a que quelques auteurs qui trouvent les indications tir es



de matériel fixé et coloré trop faibles pour en tirer une conclusion au sujet de la naissance ou non de certains types de cellules sanguines d'autres (PAILLOT 1923a, p. 193; IWASAKI 1927, p. 326; BLAUSTEIN 1935, p. 334).

En ce qui concerne ces questions morphogénétiques, on ne saurait acquérir une certitude qu'en suivant le développement des leucocytes dans des cultures in vitro. Cette méthode fut employée déjà par GLASER (1917, 1918a et b) et aussi par PAILLOT et NOËL (1928). GLASER (1917) a tiré du sang de *Malacosoma americanum* Fabr. et l'a mis sur une lamelle qui fut posée sur un "depression slide" et fermée au moyen de vaseline. "In ten days "beautiful syncytia had formed" (p. 2). Par un syncytium l'auteur entend, selon la figure qu'il donne, un groupe de cellules très rapprochées les unes des autres mais indépendantes. Suivant l'auteur les cellules du sang se multiplient rapidement dans leur propre plasma, mais il ne mentionne pas, s'il a observé des mitoses après la fixation et la coloration des cultures. Il se formait surtout de beaux "syncytia", s'il laissait couler le sang entre lame et lamelle; l'auteur croit que, par suite de ce traitement l'air filtrant à travers la vaseline se mettrait en contact avec les cellules et en favoriserait ainsi la division (1918a). Les recherches de PAILLOT et NOËL ne visent pas tant à la culture prolongée des cellules sanguines, mais plutôt à l'observation de la mitose in vivo (v.s., pag. 512). PAILLOT (1923b) signale ensuite que cette technique nous permet d'étudier la phagocytose et la biologie de parasites de la cavité du corps. Le développement technique de la culture de sang d'Insectes in vitro pourra contribuer largement à faire connaître les possibilités de développement des leucocytes.

## Partie B. Recherches personnelles et discussion des résultats

### § 1. Matériel et méthodes.

Afin de recueillir des données sur la morphogénèse des leucocytes, j'ai procédé des manières suivantes:

a. Dans une vingtaine de séries de *Calliphora erythrocephala* Mg. et une dizaine de séries de *Carausius morosus* Brunner j'ai cherché des organes lymphogènes. Les animaux employés pour les séries furent fixés dans de l'alcool-éther (8 à 24 heures), ou dans le fixatif de Freiling (30 cm<sup>3</sup> d'eau distillée + 15 cm<sup>3</sup> d'alcool à 96 % +

6 cm<sup>3</sup> de formol à 40% + 1 cm<sup>3</sup> d'acide acétique) à une température de 50°C. Le plus souvent il a été nécessaire de faire des ouvertures dans la peau pour que le fixatif pénètre aussi vite que possible et que l'air puisse s'échapper. Pour que les sujets se coupent plus facilement, je les ai traités avec du diaphanol et enfermés dans de la paraffine ou de la paraffine-celloïdine. Les coupes qui en ont été faites avaient une épaisseur de 5 à 10  $\mu$  et ont été colorées soit à l'hématoxyline Ehrlich - éosine, soit au Giemsa. Cette dernière méthode de coloration a été employée pour obtenir un résultat identique autant que possible à celui des frottis faits pour reconnaître des leucocytes dans d'éventuels organes lymphogènes, bien que j'aie expliqué plus haut (pag. 492) que, par suite de la différence du traitement antérieur, il est impossible d'obtenir un aspect parfaitement identique. Ces préparations, après avoir été, au besoin, différenciées dans de l'alcool acidifié, ont été rendues rapidement anhydres et incluses dans du baume.

b. La multiplication et la dégénérescence des cellules des types différents ont été étudiées par moi sur quelques centaines de frottis. Les cellules qui se divisaient ont été comptées dans des préparations de *Carausius morosus* spécialement préparées dans ce but, colorées à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain (mordançage dans l'alun ferrique pendant 24 heures, coloration à l'hématoxyline pendant 48 heures, différenciation dans l'alun ferrique). Si elles sont différenciées assez longtemps, ce ne sont que les figures de karyokinèse qui restent colorées.

c. Le développement des leucocytes a été étudié par moi sur à peu près 150 cultures in vitro, tandis que j'ai essayé en même temps de recueillir des données à l'aide de frottis. Ces derniers ont été faits du sang de *Carausius morosus* et de *Calliphora erythrocephala* et traités suivant la méthode de Pappenheim (v.s., pag. 470-471). Comme matériel pour les cultures in vitro j'ai employé des larves de *Tenebrio molitor* L., de *Saperda carcharias* L., de *Cossus cossus* L. et de *Calliphora erythrocephala* Mg. Après avoir lavé l'objet d'expérience avec un bout d'ouate imbibé d'alcool à 96%, j'ai soutiré le sang de la façon sus mentionnée (pag. 468-469) en observant rigoureusement la stérilité. La goutte de sang qui coulait de l'animal fut récoltée sur une lamelle stérilisée de mica - je me suis servie de mica pour exclure une influence toxique éventuelle provenant d'une lamelle de verre (SCHURE 1935, p. 33) -, qui fut mise à l'envers sur un porte-objet creusé au centre et fermée au moyen de paraffine. Le milieu n'était jamais re-

nouvelé. Après une période variant de quelques jours à quelques semaines, la culture a été fixée à l'alcool-éther sans la laisser sécher à l'air, et colorée. Puisque le but était de chercher des mitoses dans les préparations, je colorais le plus souvent au moyen de l'hématoxyline ferrique selon Heidenhain, quelquefois cependant au moyen de l'hématoxyline Ehrlich-éosine, et j'enfermais la préparation dans du baume.

Malgré tous mes efforts, je n'ai pas réussi à obtenir une croissance satisfaisante des cultures. Dans l'espoir d'obtenir de meilleurs résultats, j'ai ensuite varié successivement quelques facteurs des circonstances dans lesquelles je travaillais. Ces facteurs ont été appliqués soit séparément, soit en combinaisons.

1°. Les cultures furent fermées au moyen de vaseline au lieu de paraffine (en rapport avec les opinions de GLASER, 1917, sur la nécessité d'aération).

2°. Les cultures furent tenues dans une étuve à 35° au lieu de 18°.

3°. Afin de délayer le milieu et d'en empêcher le dessèchement, la goutte de sang fut mêlée sur la lamelle de mica avec une goutte du liquide de Drew.

4°. Une gouttelette de fibrinogène fut ajoutée au milieu pour coaguler autant que possible le plasma sanguin; il se forma des flocons dans lesquels se trouvent la plupart des corpuscules du sang. Ces masses coagulées contenant des cellules sont trop opaques pour pouvoir être examinées au microscope avec succès.

5°. La culture fut tenue inclinée, ce qui fit que la goutte de sang coulait entre la lamelle de mica et le porte-objet de façon à former une couche capillaire.

6°. La goutte de sang fut mise entre deux lamelles de mica ce qui avait pour effet, qu'elle s'étendait en couche mince.

7°. Une goutte de sang fut cultivée sur un morceau de mica qui était mis sur un rehaussement dans un flacon de Carrel au fond duquel avait été mise une couche du liquide de Drew afin d'assurer à l'air un degré suffisant d'humidité. Ainsi le manque d'air fut évité comme facteur défavorable éventuel.

8°. Afin d'éliminer une action nuisible éventuelle du mica, les lamelles de mica sur lesquelles la culture fut mise, étaient revêtues d'avance d'une membrane de collodion en les plongeant dans une solution de celloïdine délayée dans de l'éther.

9°. Les cultures sur lamelles furent gardées sens dessus dessous, de manière à ce que le mica fût en bas et que les leucocytes pussent s'y attacher.

10°. À une goutte de sang fut ajoutée une gouttelette d'extrait d'embryons de poules, comme on l'emploie pour activer les cultures de tissu de Vertébrés.

## § 2. Résultats des recherches personnelles et discussion.

Malgré une étude minutieuse de séries de coupes de *Carausius morosus* dans différentes phases, de larves de *Tenebrio molitor* et de larves de *Calliphora erythrocephala*, je n'ai pas réussi à trouver des formations qui pourraient être qualifiées d'organes lymphogènes. Je n'ai pas non plus pu démontrer un bourgeonnement de cellules libres provenant de l'hypoderme ou d'autres tissus. C'est pourquoi j'incline à croire que chez ces espèces le besoin de globules est satisfait par la mitose des cellules dans le sang circulant.

L'amitose semble jouer un rôle de peu d'importance dans cette multiplication des globules; ni pour *Carausius*, ni pour *Calliphora* on ne trouva dans les frottis une indication claire que ce processus se produirait. Dans la première espèce il ne fut jamais trouvé de fragmentation de noyau ni la présence de cellules ayant plus d'un noyau. Pour la seconde espèce, ce dernier cas se présenta quelquefois. Les préparations ne purent donner aucune indication sur l'origine d'une telle cellule à deux noyaux.

Cependant, des mitoses furent trouvées régulièrement dans les frottis, bien qu'à une fréquence faible, dans tous les stades des deux espèces. On trouva également des leucocytes présentant des figures de karyokinèse dans un *Calliphora* adulte, qui contient très peu de sang, et dans un vieux bacille qui avait déjà pondu des oeufs durant quelques mois.

Chez *Carausius* ces mitoses se font quelquefois dans les proleucocytes, mais pour la plupart dans les macronucléocytes qui sont un peu plus grands. Le protoplasma se colore suivant la méthode de Pappenheim en bleu homogène et contient des granules de la première espèce décrite chez les macronucléocytes (v.s., pag. 475). À l'opposé de ce que PAILLOT et NOËL observaient *in vivo* (1928, p. 112), on constate que la chromatine se désagrège nettement en morceaux disposés dans la bande équatoriale (fig. 8). Il semble que ces parties se refondent plus tard en deux groupes, car dans une phase postérieure les noyaux se présentent sous forme de deux masses rouge violet dans lesquelles se trouvent de petites taches plus claires (fig. 9); un stade distinct de diaster manque. Durant la mitose la colorabilité de la chroma-



tine change un peu: les particules prennent une nuance de rouge moins intense que les noyaux en repos. Dans les phases de mitose postérieures surtout, les cellules explosent facilement durant la dessiccation des frottis et prennent un contour assez bizarre à nombreuses protubérances, présentant une image identique à celle que donne v. GEBHARDT (1932, p. 533) pour les leucocytes de larves de *Carabus*.

Le fait que PAILLOT et NOËL n'ont pas observé de chromosomes in vitro provient peut-être, en partie, des circonstances peu naturelles où se trouvaient les cellules (les animaux avaient reçu d'avance une injection d'acide nucléique), mais plus probablement encore de la petite différence dans les qualités optiques des divers éléments dans les cellules vivantes, ce qui fait que c'est justement la période du processus pendant laquelle le noyau se désagrège, qui échappe à l'observation. D'autre part, nous devons signaler le fait que nous n'avons jamais observé, dans les frottis de *Calliphora*, une désagrégation aussi claire (figs 19 et 20).

Il est impossible d'obtenir de résultats positifs en ce qui concerne le processus dégénératif des leucocytes de *Carausius morosus* en se servant de matériel fixé, mais cela se passe probablement de la manière suivante: le protoplasma perd sa colorabilité et se désagrège. Il ne reste alors qu'un noyau qui se colore en rose au Giemsa ou au panchrome, et qui perd peu à peu sa structure et finit par s'écouler et s'effacer tout à fait. Je crois que, de cette manière, aussi bien les macronucléocytes que les micronucléocytes peuvent tomber en dégénérescence; quant aux proleucocytes, on ne pourrait tirer des préparations la même conclusion. KOLLMANN croit (1908, p. 8), que CUÉNOT (1896) avait pris les proleucocytes pour des noyaux nus; c'est impossible à cause de l'affinité toute différente pour les matières colorantes, présentée par ces deux types. Je n'ai jamais observé pour *Carausius*, que des cellules ou des parties de cellules fussent englobées par des phagocytes; les rares fois où il se trouva une inclusion dans une cellule, il était impossible d'en établir le caractère. Dans les cellules du 1<sup>o</sup> type de *Calliphora* (v.s., pag. 479), il se trouva bien de temps en temps des particules situées dans des vacuoles du plasma, qui peuvent provenir de leucocytes désorganisés.

Mes cultures in vivo ont démontré qu'en certaines circonstances expérimentales déterminées, les hémocytes des Insectes des espèces employées par moi peuvent aussi dégénérer d'une autre manière, à savoir, surtout par karyorrhexis et pyknose. La

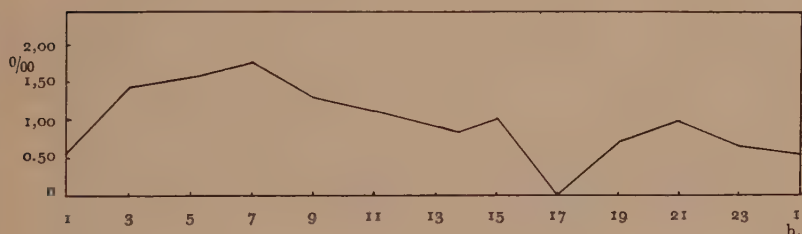
plupart des cellules se trouvant dans une goutte de sang pendante, sans contact avec l'air, s'accroissent; il se forme dans leur protoplasma de grandes vacuoles, les cellules prennent l'aspect de ce que la littérature appelle des cellules sphérulées. La chromatine du noyau se condense, pendant ce temps, en 8 à 15 granules qui, après que la cellule s'est complètement désorganisée, se trouvent libres dans le plasma sanguin en y conservant pendant quelque temps leur individualité.

Il est impossible d'indiquer pour un frottis le pourcentage des cellules en désorganisation, puisque la transition entre celles-ci et les cellules saines se fond peu à peu et que les dernières phases de la désorganisation ne se reconnaissent pas avec certitude. Quant à la durée de ce processus, on est aussi peu fixé que pour celui de la mitose; nous mentionnons seulement le fait, que dans nos cultures in vitro de sang d'Insectes, qui ne montraient aucun signe de multiplication des cellules, il fut trouvé encore après 4 semaines et davantage, des cellules dégénératives. En rapport avec le fait, que dans une culture de quelques jours seulement presque toutes les cellules étaient déjà en désorganisation, on peut déduire que la désorganisation d'une cellule peut, en certaines circonstances, durer plusieurs semaines. En nous basant sur ce qui est généralement connu de la durée des mitoses, nous pouvons croire que ce processus s'accomplit dans un temps bien plus bref que n'en demande la dégénérescence d'une cellule. Si la mitose s'accomplissant dans le sang circulant est réellement le seul moyen de multiplication des cellules (v.s., pag. 518), il doit y avoir, par conséquent, dans le sang beaucoup plus de cellules qui sont en état de désorganisation qu'en état de mitose; cela correspond parfaitement à ce qui se trouve dans mes frottis de *Carausius morosus*.

À l'opposé du nombre des cellules en dégénérescence, celui des cellules en état de mitose se compte assez facilement dans des frottis colorés à l'hématoxyline ferrique. Afin d'examiner s'il est probable que, chez *Carausius morosus*, le besoin de globules sanguins n'est satisfait que par la mitose dans le sang circulant, la fréquence de division des animaux normaux fut comparée à celle des animaux dont on avait tiré du sang et chez lesquels on pouvait donc s'attendre à une régénération. Comme il était connu que pour différents organismes il se présente une périodicité dans l'activité mitotique (voir par exemple SHARP 1926,

p. 146; DROOGLEEVER FORTUYN-VAN LEYDEN, 1916, 1924, 1926), il fallait vérifier d'abord si l'heure à laquelle le sang avait été examiné pour trouver le pourcentage des mitoses, avait eu une influence sur la fréquence mitotique. Cet examen fut fait par Mlle M. C. VREEDE sur des frottis. Chez des larves de *Carausius* du cinquième stade, la fréquence de division à une température de 18° C. se trouve être la suivante (voir aussi le graphique III):

Heure de la journée	Nombre de noyaux se trouvant en état de mitose, par mille	Nombre total des cellules comptées
1.00	0,57	3547
3.00	1,42	3508
5.15	1,57	1905
7.00	1,75	2852
9.00	1,35	2950
11.00	1,12	2593
13.45	0,84	2371
15.00	1,02	6810
17.00	0,00	1890
19.00	0,70	3830
21.00	1,08	1856
23.00	0,86	4978



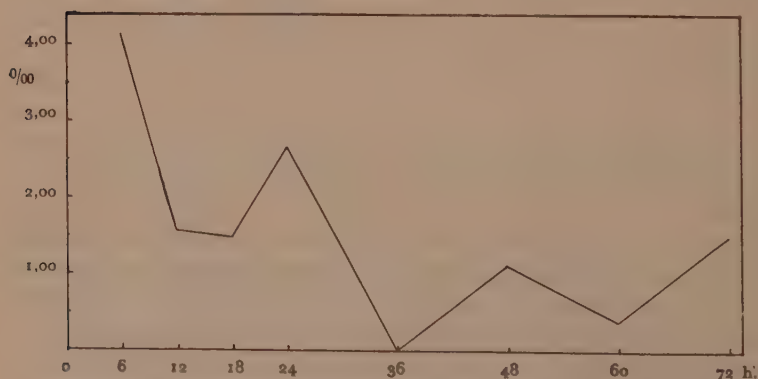
Graphique III: Fréquence de division des leucocytes dans le sang de *Carausius morosus* à une température de 18° C.

Par suite du petit pourcentage de mitoses (toujours au-dessous de 2 ‰), le matériel est trop restreint pour pouvoir en tirer une conclusion. Pourtant ce qui a été trouvé peut donner une indication que l'activité la plus grande est située entre 3 heures et 9 heures du matin. Nous attirons encore l'attention sur le fait que l'éclosion des oeufs et la plupart des mues ont également lieu à cette partie de la journée.

Faisant suite à cela et à l'exemple de LAZARENKO (1925), Mlle R. SCHIERBEEK a examiné chez un certain nombre d'animaux du même stade, s'il se présentait une réaction à une saignée sous forme d'une augmentation de la mitose; cet examen fut fait à différentes heures après la saignée et à des températures différentes. Les exemplaires furent cultivés dans une bouteille d'Erlenmeyer dont le fond fut couvert de sable humide et qui fut placée dans un bain d'eau d'une température constante. Le sang ne fut tiré que quand les animaux eurent séjourné pendant au moins 24 heures dans ces conditions, afin d'exclure une réaction à ce changement de climat. Les résultats sont résumés dans les tableaux suivants.

Série I. Température 15° C. (voir aussi le graphique IV).

Frottis fait . . . heures après la saignée	Heure de la journée	Nombre de noyaux se trouvant en état de mitose, par mille	Nombre total de cellules comptées
6 heures	18	4,14	2900
12    "	0	1,58	3800
18    "	6	1,43	7000
24    "	12	2,64	10100
36    "	0	0,00	3366
48    "	12	1,12	5400
60    "	0	0,39	7600
72    "	12	1,50	6000

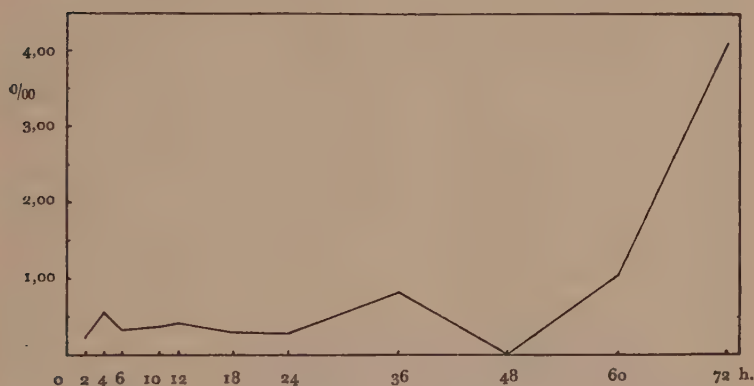


Graphique IV: Fréquence de division à une température de 15° C., après saignée.



## Série II. Température 20° C. (voir aussi le graphique V).

Frottis fait . . . heures après la saignée	Heure de la journée	Nombre de noyaux se trouvant en état de mitose, par mille	Nombre total de cellules comptées
2 heures	14	0,24	4175
4 "	16	0,57	8750
6 "	18	0,33	3050
10 "	22	0,38	8000
12 "	0	0,42	7200
18 "	6	0,30	3300
24 "	12	0,28	3600
36 "	0	0,83	4810
48 "	12	0,00	2460
60 "	0	1,06	3770
72 "	12	4,11	730



Graphique V: Fréquence de division à une température de 20° C., après saignée.

Le temps nous faisant défaut il a fallu renoncer à faire des séries d'observations à des températures plus élevées.

Les observations de la première et deuxième série qui ont été faites à 6 heures du matin, donc à une heure où l'on aurait pu s'attendre à une fréquence de division plus élevée, sont loin de montrer une activité plus grande.

La série I donna lieu à la supposition qu'une division plus fréquente se faisait déjà après 6 heures, ou même plus tôt; c'est pourquoi dans la série II le pourcentage des mitoses fut examiné après 2 et 4 heures, sans que, toutefois, cette supposition fût

confirmée. Ce qui est curieux, c'est qu'à une température de 20° la fréquence des mitoses est plus petite qu'à 15° et même plus petite que chez des animaux normaux. Il ne faut pas perdre de vue, cependant, que ce n'était pas la même personne qui compta les mitoses pour les animaux normaux et pour les animaux dont on avait tiré du sang, de sorte qu'il est possible que, pour les animaux normaux, les cas plus ou moins douteux furent comptés aussi, tandis que pour les autres séries ils ne furent pas comptés parmi les stades de mitose; des stades de spirème ne se reconnaissent pas toujours avec certitude dans les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique et ne furent donc pas comptés. En ce qui concerne la différence entre la série de 20° et celle de 15°, il est possible que pour la première le degré d'humidité de la bouteille d'Erlenmeyer ait été au-dessus de l'optimum et que les animaux se soient donc trouvés dans une condition défavorable. Les résultats de la série II donneraient lieu de supposer que la régénération ne se ferait intensément qu'après 3 jours, mais il ne faut pas perdre de vue que ce dernier nombre a moins de valeur à cause du petit nombre de cellules présentes dans la préparation. Pour autant qu'on soit autorisé à tirer des conclusions de ce qui précède, on peut dire qu'il n'y a pas lieu de supposer, que la mitose se faisant dans le sang circulant de *Carausius morosus* contribuerait pour une large part à la régénération des globules sanguins perdus. Pour être fixé sur ce problème, il faudrait que ces observations soient répétées à l'aide d'un matériel beaucoup plus important, parce que l'influence du hasard est très grande pour ces nombres si petits. D'autre part les expériences devront être continuées pendant une période de temps plus longue et exécutées dans des circonstances de milieu mieux contrôlables. De plus, il ne fut examiné pour la détermination de chaque pourcentage qu'un seul animal, de sorte que les variations individuelles ont eu une grande influence sur les résultats. Ce n'est qu'un examen systématique très amplifié qui pourra fournir des résultats sûrs.

Les cultures in vitro, commencées afin d'étudier les possibilités de développement des leucocytes, n'ont pas eu de succès elles non plus. Sur quelques centaines de cultures on ne trouva que dans une seule — du sang d'une larve de *Saperda carcharias* — beaucoup de cellules contenant des noyaux actifs. Cette culture avait été cultivée sur lamelle, mêlée avec une petite goutte du liquide de Drew et fermée à la paraffine. Après s'être trouvée pendant 11

jours dans un endroit obscur, à température de chambre normale, cette culture fut fixée et colorée à l'hématoxyline ferrique. Dans une partie de cette préparation on trouva un champ de quelques centaines de cellules dans lesquelles se trouvait, à côté de noyaux pyknotiques et de noyaux en repos, un très grand nombre de noyaux actifs, dont la plupart dans un stade de spirème et un seul dans un état d'anaphase très distinct (voir fig. 27). Il reste parfaitement mystérieux, pourquoi cette seule culture présente une fréquence de division si élevée et seulement à un endroit déterminé. Des dizaines d'autres cultures, commencées et cultivées dans des circonstances autant que possible identiques, dégénérèrent toutes sans que les cellules se soient multipliées. Nous avons pensé à la possibilité d'une infection microbienne ayant provoqué une réaction de karyokinétose – c'est un phénomène de mitose augmentée, découvert par PAILLOT (1919c et d; 1923a, p. 205; 1933, p. 239) et observé par lui entre autres après une injection de certains microbes chez quelques espèces de chenilles. Mais un examen minutieux démontra l'absence de microbes, de sorte que pour cette culture ils ne peuvent avoir été la cause de l'augmentation de la mitose.

Les cellules sont serrées les unes contre les autres dans le champ des cellules en mitose et font ainsi penser aux "syncytia" de GLASER (1917) pour autant qu'on en puisse avoir une impression à l'aide de la description et de la figure. Il n'est pas question de fusion de cytoplasma. Que tant de cellules se soient trouvées réunies dès l'origine ou que cette masse compacte provienne d'une mitose, voilà une question qu'on ne saurait trancher après coup. La seule chose qu'on puisse dire, après comparaison avec d'autres cultures du même sujet, c'est que la dernière possibilité paraît la plus vraisemblable.

Quoi qu'on ait fait encore pour rendre les circonstances aussi favorables que possible et stimuler les cellules à se diviser (v.s., pag. 517-518), les résultats furent nuls; après une semaine, ou même plus vite, les cellules se trouvaient toujours dans un état plus ou moins avancé de désorganisation. Aucun des changements des conditions de culture n'a donné la moindre indication de la voie dans laquelle il aurait fallu faire des recherches pour avoir du succès.

La seule indication générale que nous ayons pu déduire des cultures, c'est que les cellules se trouvant dans les cultures contenant un grand nombre de globules sanguins, ont gardé beaucoup

plus longtemps un aspect sain que celles se trouvant dans des cultures pauvres en cellules. Quand beaucoup de cellules se sont trouvées réunies, elles ont établi des communications entre elles et ont pris souvent une forme allongée, ressemblant aux cellules se trouvant dans les cultures de fibroblastes des Vertébrés. Le pouvoir des leucocytes des Insectes de prendre le caractère d'un tissu, correspond parfaitement à l'opinion de BERLESE (1900b, p. 273) que, durant la métamorphose, elles pourraient se transformer, chez *Calliphora erythrocephala*, en cellules adipeuses et musculaires et aux observations de LAZARENKO (1925) qu'après introduction d'un corps étranger dans une larve d'*Oryctes nasicornis*, les leucocytes forment un tissu d'inflammation autour de ce corps étranger. Quelque chose d'analogue se produit quand on pratique chez des Insectes une injection de particules phagocytiques; il se forme alors autour de la substance injectée des nodules leucocytaires plus ou moins compacts (voir chap. III).

L'espoir de pouvoir éclaircir les possibilités de développement des leucocytes au moyen de cultures in vitro, n'a pas été réalisé, de sorte que, en résolvant la question de savoir si les différentes formes de globules du sang des Insectes peuvent provenir les unes des autres par suite de différenciation, on devra se contenter ici à l'aide des données provenant d'un matériel fixé et coloré.

L'absence de formes intermédiaires entre les oenocytoïdes, d'une part, et d'autres types de cellules, d'autre part, peut être une indication que ces deux groupes de cellules ne peuvent naître l'un de l'autre et qu'ils ont, peut-être, une origine différente, comme le croit POISSON (v.s., pag. 514). Mes coupes ne donnent aucune indication que les oenocytoïdes proviendraient des oenocytes.

En ce qui concerne les différents globules de la catégorie 1, la fréquence de formes intermédiaires entre les types de cette catégorie chez *Carausius* et *Calliphora* amène à la conclusion que les cellules de ces types peuvent réellement naître les unes des autres d'une manière quelconque. Chez *Carausius* la composition des éléments formés du sang est la même chez les jeunes larves, les vieilles larves et les adultes, de sorte qu'on ne peut en tirer aucune indication concernant les différences d'âge des cellules du sang, ce qui est possible, par contre, chez *Calliphora*.

Chez *Calliphora* on trouve, surtout chez les jeunes larves, beaucoup de gros globules du 2° type (v.s., pag. 479).



chez les larves plus âgées cette espèce de cellules diminue en nombre et en grosseur. Bien que dans ces grosses cellules nous n'ayons pas observé de mitose, nous sommes tentés de croire qu'elles se désagrègent en petites cellules, par voie de division, sans revenir chaque fois à la taille originale. En rapport avec la présence de formes intermédiaires, on inclinerait à croire qu'elles se transforment finalement en cellules du 1° type. Si tel est réellement le cas, ce qui se passe pour les leucocytes serait le contraire de ce qu'on peut observer pour les cellules du corps adipeux du même animal, c'est-à-dire que ces cellules adipeuses croissent toujours durant la vie larvaire, sans se diviser.

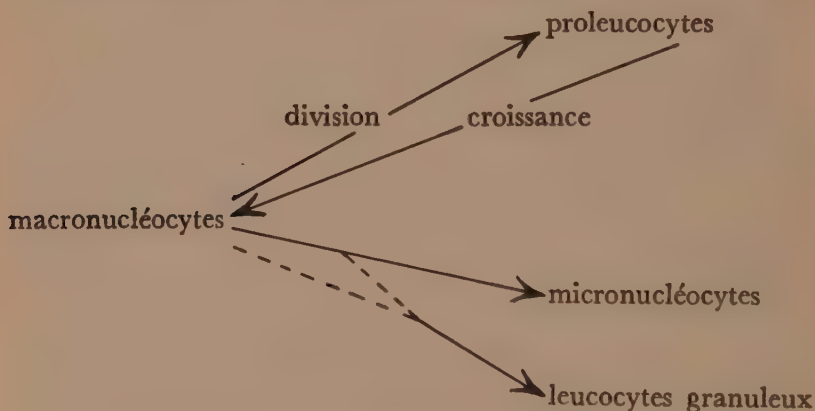
Quant aux autres formes cellulaires décrites pour la larve de *Calliphora*, il n'y a peut-être que les cellules décrites sous 5° qui soient dans un certain rapport (v.s., pag. 480) avec celles du corps adipeux. Plusieurs auteurs (p. ex. WIELOWIEJSKI 1886; BERLESE 1900b, p. 273; KOLLMANN 1908, p. 200; POISSON 1924, p. 151) admettent la possibilité que certaines cellules pourraient se transformer en cellules adipeuses fixes, ou que ces deux espèces de cellules auraient une origine analogue.

Si l'on veut se former une opinion sur l'évolution des leucocytes de la première catégorie de *Carausius*, on n'a pas d'autres données que la présence de mitoses et de formes intermédiaires entre des types déterminés de cellules (v.s., pag. 476/477). Les mitoses se trouvent en général pour cette espèce, dans les macronucléocytes, et non pas, comme le disent la plupart des autres auteurs, dans les proleucocytes. Il ne me semble pas improbable que les cellules provenant d'une mitose, aient d'abord l'aspect de proleucocytes, comme l'admet aussi HABER (1926; v.s., pag. 450). Il se peut que ces proleucocytes se transforment de nouveau en macronucléocytes, car il se trouve entre ces deux types beaucoup de formes intermédiaires. Puisque je n'ai jamais trouvé aucune mitose dans les micronucléocytes, ni aucun organe lymphogène, il faut bien admettre que les micronucléocytes doivent pouvoir naître d'un autre type de leucocytes. Le grand nombre de formes intermédiaires entre les macronucléocytes et les micronucléocytes rend très probable que la première forme puisse se transformer dans la deuxième.

Quant à l'origine des leucocytes granuleux (4° type, v.s., pag. 476) de *Carausius*, on peut également en trouver une indication dans les frottis, puisqu'on trouve parfois des cellules ne contenant que quelques granules qui présentent l'aspect de ceux des

cellules du quatrième type. À part ces granules, ces cellules présentent l'aspect d'une forme intermédiaire entre le type 2 et 3 (fig. 13), de sorte qu'il est bien possible que les leucocytes granuleux proviennent de pareilles formes intermédiaires ou de macronucléocytes. Les granules des leucocytes constituent peut-être une phase de développement postérieure de la première forme de granules décrite pour les macronucléocytes (v.s., pag. 475).

Présenté sous une forme schématique, le rapport réel probable entre les différents types de cellules est comme suit:



On ne sera fixé sur les possibilités de développement des leucocytes, que quand la technique des cultures de sang *in vitro* sera suffisamment avancée pour que ces questions soient ouvertes à l'examen expérimental.

### CHAPITRE III

#### PHAGOCYTOSE S. L.

##### Partie A. Aperçu historique

D'innombrables recherches ont été publiées au sujet de la phagocytose par les leucocytes des Insectes, surtout en rapport avec l'immunisation contre les maladies microbiennes; nous ne nous occuperons de cette littérature que pour autant qu'elle puisse servir à donner une notion générale du pouvoir phagocytaire des leucocytes et à l'étude de la phagocytose des particules indifférentes.

Afin d'examiner l'activité phagocytaire des cellules sanguines des Insectes envers des substances inertes, on injecte le plus souvent dans la cavité corporelle des suspensions de matières colorantes dans une solution physiologique salée, par exemple l'encre de Chine (DURHAM 1892; SUSSLOFF 1906; BRUNTZ 1908; BARRAT et ARNOLD 1910; MÜLLER 1925; METALNIKOV et TOUMANOFF 1930; v. GEBHARDT 1932), le carmin (AGHAR 1928), ou tous les deux (CUÉNOT 1896; METALNIKOV 1903, 1908, 1924; HOLLANDE 1909, 1911). IWASAKI (1927) travaillait avec des „précipités de celloïdine broyés avec de l'eau salée physiologique", dont les particules avaient la dimension de 0,06 à 4  $\mu$  (p. 321).

Les processus suivants, résultant de pareilles injections, ont été décrits:

- 1°. La phagocytose s.s. par des leucocytes séparés;
- 2°. La formation d'agglomérations de cellules et de plasmodes;
- 3°. La formation de „capsules" ou de „nodules leucocytaires".

Quelques auteurs décrivent encore le phénomène suivant, résultant d'injections microbiennes:

- 4°. La formation d'abcès ou de furoncles.

Nous traiterons successivement les données concernant ces 4 processus.

#### 1°. *La phagocytose s.s. par des leucocytes séparés.*

À l'exception d'IWASAKI, tous les auteurs sont d'accord qu'une partie au moins des particules d'une suspension injectée se trouvent d'abord, au bout de quelques heures, fixées à l'extérieur de certains leucocytes, et plus tard séparées ou en groupes dans le protoplasma de ces cellules. D'après la plupart des auteurs les particules englobées se trouvent d'abord plongées dans le cytoplasma et sont ensuite entourées de vacuoles. La formation de vacuoles serait plus distincte à mesure que les particules se trouvent réunies en groupe plus grand.

IWASAKI est le seul à constater (1927, p. 321), que les particules employées par lui ne sont pas englobées dans le corps de la cellule.

D'après les auteurs cités, les types suivants de leucocytes phagocytent ces particules indifférentes: CUÉNOT (1896): le 2° type; METALNIKOV (1908): le 2° type = (1924): les „leucocytes"; BRUNTZ (1908): les „globules adultes" et ceux „en voie

„d'évolution”; BARRAT et ARNOLD (1910): les “phagocytes”; HOLLANDE (1911): les „phagocytes” (p. 294) et les jeunes adipoleucocytes (p. 292); HOLLANDE (1929): les macronucléocytes; MÜLLER (1925): les „Leucocyten”; AGHAR (1928): les micronucléocytes, les macronucléocytes ronds et fusiformes, les oenocytoïdes; METALNIKOV et TOUMANOFF (1930): le 1° et le 2° type.

On a l'impression que, plus les recherches ont été étendues (aussi bien en ce qui concerne le temps que le matériel), plus on a trouvé de types cellulaires dans lesquels on retrouve les matières colorantes injectées.

Les très nombreuses expériences d'injections de microbes le prouvent également. Si les recherches sont continuées pendant une période plus longue, on constate que d'abord les micronucléocytes seuls phagocytent, ensuite, aussi les macronucléocytes et que finalement d'autres types de cellules montrent également une action phagocytaire. Cela est mentionné, par exemple, par METALNIKOV et GASCHEN (1922, p. 788), METALNIKOV (1927, p. 63), HOLLANDE et AGHAR (1928), AGHAR (1928, p. 68), METALNIKOV et CHORINE (1930, p. 281, 292).

PAILLOT a commencé par nier qu'outre les micronucléocytes, d'autres types de cellules avaient un pouvoir phagocytaire (1923a, p. 194; PAILLOT et NOËL 1928, p. 114); plus tard il constate (1933, p. 227), que des microbes fortement phagocytibles, comme *Bacillus liparis*, peuvent être vraiment englobés par les autres éléments, en nombre plus ou moins grand. Une pareille dépendance de l'activité phagocytaire du caractère de la substance injectée se manifeste aussi dans les recherches d'AGHAR (1928, p. 69) (v.s., pag. 491).

On a observé une réaction phagocytaire des cellules sanguines non seulement envers des microbes, mais aussi envers quelques espèces de Flagellés, quand ceux-ci furent injectés dans la cavité corporelle de *Galleria mellonella* et de quelques autres espèces d'Insectes. Des recherches sur ce sujet furent faites par ZOTTA (1921b) avec *Leptomonas pyrrhocoris* Z. et par IWASAKI (1925) avec *Trypanosoma equiperdum* Doflein. PAILLOT également observa la phagocytose de Flagellés se trouvant dans le sang de chenilles d'*Agrotis pronuba* L., souffrant d'une infection naturelle par *Leptomonas chatoni* Paillot.

Après les recherches de METCHNIKOFF (1883) on se représentait



d'abord le mécanisme de la phagocytose chez les Insectes comme un englobement actif des microbes par les cellules sanguines à l'aide de pseudopodes. Cela ressortirait du passage suivant, où GLASER dit, en parlant des "amoebocytes": "An actual pseudo-pod-like streaming has never been observed, but since we find . . . forms . . . with foreign bodies within them (phagocytosis) there can be little doubt as to their mode of progression" (1915, p. 112). Cela prouve que GLASER ne peut se figurer la phagocytose qu'au moyen de pseudopodes.

Sous ce rapport nous faisons remarquer que plusieurs auteurs considèrent un ou plusieurs types des cellules sanguines décrites par eux, comme amoéboïdes ou capables d'étendre des pseudopodes. Le plus souvent ce sont justement les types auxquels les auteurs prêtent le rôle principal durant la phagocytose.

De telles cellules, capables de changer activement leur forme, sont décrites par: JONES (1846); LIEBERKÜHN (1872); DURHAM (1892); VOSSELER (1903); PÉREZ (1907); HOLLANDE (1909): les phagocytes; BARRAT et ARNOLD (1911): les deux types; MUTTKOWSKI (1924): toutes les formes; LAZARENKO (1925): le 1<sup>o</sup> type; MÜLLER (1925): les „Leucocyten”; HABER (1926); IWASAKI (1927): les formes a et b; AGHAR (1928): les micronucléocytes; HAMILTON (1931): "leucocytoid oenocytes"; BLAUSTEIN (1935): le 2<sup>o</sup> et le 3<sup>o</sup> type.

Par contre, il y a aussi quelques auteurs qui constatent qu'ils n'ont vu ni pseudopodes, ni amoéboïdité chez les leucocytes des Insectes: GRABER (1871, p. 15); TEODORO (1911, p. 73); GLASER (1918, p. 42); PAILLOT (1923a, p. 199; 1933, p. 224).

Les circonstances dans lesquelles ces divers auteurs ont fait ces observations, sont sans doute complètement inégales, ce qui doit avoir eu une grande influence sur leurs résultats (v.i., pag. 542).

Tandis que GLASER, comme nous l'avons vu plus haut, admet d'abord l'amoéboïdité (1915), il écrit plus tard (1918b, p. 42), après avoir fait des observations in vitro, que les leucocytes restent entièrement passifs dans la phagocytose des microbes. PAILLOT est de la même opinion (1923a, p. 199; 1933, p. 225); dans le sang d'une chenille d'*Euproctis chrysorrhoea* mélangé du *Bacillus liparis* très phagocytable, il ne trouva pas „le moindre „mouvement amoéboïde des micronucléocytes”, quand il observa le sang en goutte pendante. Il reste donc possible que les microbes pénètrent dans les cellules de façon active, ou bien que

la phagocytose soit un processus purement physico-chimique dans lequel il ne serait être question d'une extension active de la superficie; LEDINGHAM (1908) admet cette dernière possibilité pour les Vertébrés.

La rapidité de la réaction phagocytaire dépend, non seulement du caractère et de la dose (METALNIKOV 1924, p. 789, 790) de la substance injectée, mais aussi de la température où on continue à cultiver les chenilles (METALNIKOV 1908, p. 583; 1924, p. 788; IWASAKI 1925, p. 594; PAILLOT 1923a, p. 203-205; 1933, p. 232-233; METALNIKOV et CHORINE 1930, p. 281). L'intensité de la phagocytose paraît décroître avec la température, comme cela est connu également pour les Vertébrés (LEDINGHAM 1908, p. 194). PAILLOT suppose (1923a, p. 205; 1933, p. 234), que ce phénomène provient d'un changement de la viscosité du sang dont résulterait un changement de l'affinité entre les particules à phagocyter et les phagocytes.

## 2°. *La formation d'agglomérations de cellules et de plasmodes.*

Plusieurs auteurs décrivent qu'après injection d'une forte dose d'une suspension dans la cavité du corps de l'Insecte, ils y trouvèrent d'abord des agglomérations de cellules, plus tard des plasmodes; quant aux derniers, ils proviendraient, d'après eux, de la fusion d'un certain nombre de cellules sanguines contenant des particules phagocytées. D'après METALNIKOV (1924, p. 822), ces plasmodes, ainsi que les „capsules” à décrire sous 3°, auraient „pour but de fixer les microbes dans des endroits déterminés et „d'intensifier la digestion”. D'après cet auteur et aussi d'après des autres (par exemple IWASAKI 1927, p. 321) la formation de ces plasmodes, qu'on appelle aussi „cellules géantes”, se fait surtout quand on injecte une grande quantité d'une substance phagocytable ou des particules difficilement digestibles (parce qu'elles sont très grosses, par exemple). La formation de ces plasmodes ou „cellules géantes”, se faisant après qu'on a injecté des substances différentes chez différentes espèces d'Insectes est décrite par les auteurs suivants: CUÉNOT (1896, p. 315; 1899); SUSSLOFF (1906, p. 690); METALNIKOV (1908, p. 577; 1920b; 1920d, p. 900-901; 1924, p. 789, 791; 1925; 1927); HOLLANDE (1909, p. 273); METALNIKOV et GASCHEN (1922, p. 248); MÜLLER (1925, p. 19); TOUMANOFF (1925a); IWASAKI (1927, p. 331); METALNIKOV et CHORINE (1930, p. 284); PAILLOT (1930, p. 204; 1933, p. 229); v. GEBHARDT (1932).

Les descriptions qui sont, le plus souvent, très brèves, souvent ne permettent pas de déduire si, par le nom „cellules géantes” que plusieurs auteurs emploient comme identique au nom „plasmodes”, il faut entendre réellement des syncytia plurinucléaires, résultant d’une fusion de plusieurs phagocytes, ou bien si ces „cellules géantes” ne seraient que des cellules hypertrophiées, uninucléaires.

D’après IWASAKI (1927, p. 339) les deux formes se trouvent dans les „follicules” ou „capsules”, dont nous parlerons ci-dessous.

### 3°. La formation de „capsules” ou de „nodules leucocytaires”.

C’est DURHAM qui, le premier, a décrit qu’après avoir injecté une suspension d’encre de Chine chez un exemplaire de *Dytiscus marginalis* L., il observa que les particules d’encre se fixèrent en grumeaux, surtout à la proximité du cœur, et que les leucocytes se placèrent autour, tandis que ceux placés à l’intérieur s’aplatirent, à mesure que plus de cellules vinrent se grouper autour. Le point de départ pourrait être, suivant DURHAM: soit une masse de particules échouée entre les tissus de l’Insecte, soit un amoncellement de cellules sanguines fortement chargées de particules phagocytées. Autour de ces formations il se déposa toujours de nouvelles cellules sanguines, souvent plus ou moins remplies, à leur tour, de particules. Chaque masse de cellules finit par être composée le plus souvent de plusieurs nodules primaires.

Plus tard ces nodules ont été décrits par plusieurs auteurs sous des dénominations différentes: CUÉNOT parle de „kystes” (1896, p. 315); METALNIKOV de „capsules” (1908, p. 578; 1920a et c; 1921, p. 367; 1924, p. 810; 1925; 1927), comme aussi METALNIKOV et GASCHEN (1922, p. 251), TOUMANOFF (1925a), METALNIKOV et CHORINE (1930, p. 285); IWASAKI (1927) parle de „follicules”; HOLLANDE et GÉLY (1929) et PAILLOT (1935) parlent de „nodules leucocytaires”.

IWASAKI (1927) fait une étude spéciale de la formation des follicules après avoir injecté des „précipités de celloïdine broyés „avec de l’eau salée physiologique” chez les chenilles de *Galleria mellonella*. Il croit que l’endroit où se forment les follicules est en rapport avec l’étroitesse des lacunes, la dimension des particules et la circulation du sang. Les petits morceaux de celloïdine s’entourent de cellules, autour desquelles se placent constamment de cellules nouvelles. Finalement il y a une masse centrale com-

posée de particules de celloïdine et de cellules hypertrophiées, provenant des cellules affluées les premières et qui, par fusion, peuvent devenir des cellules géantes contenant de 3 à 6 noyaux. Autour de cette masse centrale se trouvent quelques couches de cellules sanguines aplaties, modifiées de façon à devenir un tissu conjonctif, de la membrane cellulaire desquelles proviennent des fibrilles. En outre, il se présente dans cette solide paroi folliculaire des cellules géantes uninucléaires. À l'extérieur de cette paroi folliculaire en couches superposées, se trouve une quantité de leucocytes ayant conservé leur forme primitive, en grand nombre le plus souvent.

Le commencement du follicule est formé selon IWASAKI par des cellules intermédiaires entre la „forme a” et la „forme b”; l'auteur conclut du fait, que 5 heures après une injection, il se trouve dans le sang circulant un pourcentage bien plus petit de cellules de la forme a qu'avant l'injection, que la forme intermédiaire qui forme le follicule peut se développer très vite de la forme a. La possibilité que les cellules de la forme a seraient soustraites au sang uniquement à cause de la blessure seule et non pas parce qu'elles prennent part à la formation d'un follicule, n'a pas été éliminée par des expériences de contrôle, ce qui serait cependant très souhaitable, à mon avis.

METALNIKOV (1924, p. 810) voit dans ces processus de formation des capsules chez *Galleria* des événements „tout à fait „analogues à ce qui se passe chez les animaux supérieurs lors de „la formation de la tubercule”; cette opinion est combattue plus tard par HOLLANDE et GÉLY (1929) qui examinent la formation des nodules leucocytaires chez différentes espèces de chenilles après injection de Bacilles de KOCH, sans connaître – en tout cas ils ne le mentionnent pas – le travail d'IWASAKI. Suivant ces auteurs les nodules sont toujours composés de nodules simples, qui sont formés, eux, „par la réunion d'un ou de plusieurs „macronucléocytes ayant phagocyté un ou plusieurs micro-„nucléocytes chargés de Bacilles de KOCH.” Ces macronucléocytes ne s'hypertrophieraient, ni ne se fusionneraient en une cellule géante. Ils sont entourés de macronucléocytes qui s'étirent et s'aplatissent. La différence entre cette situation et celle des tubercules des Vertébrés consiste d'après les auteurs, entre autres, en l'absence d'une cellule géante et de tissu conjonctif.

PAILLOT (1935), après avoir fait des observations sur des Vers



à soie infectés expérimentalement avec *Streptococcus bombycis*, partage en substance cette opinion; il remarque seulement que le noyau des nodules peut aussi être formé par une masse bactérienne ne contenant pas de cellules sanguines et que ce sont aussi bien les macronucléocytes que les micronucléocytes qui prennent part à cette formation. PAILLOT compare ensuite le processus décrit ci-dessus au phénomène que des larves blessées et mortes d'Insectes entomophages sont attaquées, elles, par des phagocytes de l'hôte, mais non pas des larves saines. D'après lui les microbes ne seraient phagocytés qu'après avoir été mis, par suite d'autres influences, dans un état de dégénérescence.

TOUMANOFF (1925a) décrit les capsules qui se présentent chez *Carausius morosus* (*Dixippus morosus*) après injection avec des Bacilles tuberculeux, en disant qu'elles se composent de cellules géantes entourées de cellules conjonctives. Il énumère les différences suivantes avec les capsules de *Galleria mellonella*: 1° il ne se présente pas de phagocytose rapide, complète (la température à laquelle les recherches ont été faites n'est pas indiquée, conf. pag. 532); 2° les capsules ne sont pas construites de façon aussi solide; 3° il ne se présente presque pas de digestion, de sorte que les capsules n'effectuent que „l'isolement et la fixation „des Bacilles intactes”; TOUMANOFF considère la situation comme une espèce de symbiose, parce que les deux organismes restent vivants.

Ce ne sont pas seulement les microbes et les particules phagocytées qui sont enkystés de cette façon; un pareil enkystement, ou en tout cas un enveloppement au moyen de leucocytes a été décrit également pour des oeufs morts (PAILLOT 1928), pour des coques vides (RIETRA 1932, p. 103), pour des larves mortes ou blessées (PANTEL 1898, p. 68; 1910, p. 159; THOMPSON 1915b, p. 66; RIETRA 1932, p. 105) et pour des exuvia (PANTEL 1898, p. 68; 1910, p. 160), tous provenant d'Insectes parasitaires. Il paraît que parfois même des oeufs sains (MEYER 1927) et des larves saines (STRICKLAND 1930) de parasites entomophages sont attaqués par les cellules sanguines de l'hôte.

À ces phénomènes d'enkystement on peut comparer ce que LAZARENKO (1925, p. 456-498) a vu se produire, quand il a introduit un fin tubule de celloïdine (longueur 6 mm, diamètre extérieur  $2\frac{1}{2}$  à 3 mm, diamètre intérieur 1 à  $1\frac{1}{2}$  mm) dans la cavité du corps de la larve d'*Oryctes nasicornis*. Les symptômes

inflammatoires se présentent de la façon suivante: les cellules fusiformes se collent contre le tubule, les cellules affluées les premières dégénèrent, celles arrivées plus tard s'hypertrophient et forment un syncytium, dans lequel se présentent des foyers lymphogènes qui, bien qu'on n'y ait jamais observé de mitoses, sont pourtant reconnaissables comme tels par suite de l'amoncellement considérable de noyaux. Plus tard les noyaux se trouvant dans ces couches périssent, ce qui fait qu'il se développe un tissu conjonctif sans cellules.

Les cellules rondes (1° type, v.s., pag. 453) se rassemblent plus périphériquement en masses, mais ne forment pas de syncytia et ne perdent pas leur noyau.

#### 4°. *La formation d'abcès ou de furoncles.*

Quelquefois METALNIKOV (1924, p. 811), après avoir injecté une petite quantité de certains microbes virulents à des chenilles de *Galleria mellonella*, constata l'apparition de taches noires sur la peau des chenilles. À l'examen en coupes, il se présenta sous chacune de ces taches, juste sous la peau, une agglomération de leucocytes entourant des masses de microbes et qu'on pourrait comparer à ce que chez les Vertébrés on appelle un abcès. Le contenu de l'abcès se dégage plus tard par rupture de la peau.

METALNIKOV et CHORINE (1930, p. 285) ont observé le même processus pour *Pyrausta nubilalis* après injection de microbes.

On peut y comparer les phénomènes que SUSSLOFF (1906) observa après avoir injecté une suspension d'encre de Chine à quelques Insectes. Il observe qu'après cinq jours environ, chez *Locusta viridissima* L., des plasmodes énormes pénètrent dans l'épiderme, chez *Gryllus domesticus* L. des leucocytes séparés, chargés d'encre de Chine. Les cellules sanguines se désorganisent à cet endroit et les matières excrétoires sont expulsées lors de la mue.

Il est intéressant d'examiner quelle valeur les auteurs attribuent aux processus décrits plus haut en ce qui concerne la lutte des Insectes contre leurs parasites naturels de la cavité du corps. On a trouvé que plusieurs espèces de microbes peuvent être mises hors d'état de nuire par les cellules sanguines, s'ils ne se présentent pas en quantité trop grande. BALBIANI (1886) constate déjà que les espèces d'Insectes qui ont peu de globules sanguins, meurent plus facilement d'une infection microbienne, que les espèces qui en ont beaucoup, comme les Orthoptères.

v. GEBHARDT (1932) remarque que dans le sang d'exemplaires en état de jeûne des Carabides il se présente des bactéries très mobiles, extracellulaires, qui sont complètement absents chez des individus bien nourris; il en cherche l'explication dans la possibilité d'une diminution d'activité des cellules phagocytantes durant le jeûne.

En examinant la valeur que les différents auteurs attribuent à la phagocytose par les cellules sanguines, pour réduire à l'impuissance les microbes dans la cavité du corps des Insectes, on constate que ce sont surtout METALNIKOV (p. ex. 1923, p. 536; 1924, p. 826; 1927) et son école (p. ex. METALNIKOV et CHORINE 1930, p. 289) qui attribuent à la phagocytose le rôle principal dans cette défense; ils basent leur opinion sur de multiples recherches.

D'autre part, on a constaté que les phagocytes ne sont pas toujours capables de mettre hors d'état de nuire les parasites de la cavité du corps. Les larves saines d'Insectes entomophages qui vivent librement dans la cavité corporelle de leur hôte, ne sont pas affectées par les leucocytes, d'après la plupart des auteurs (p. ex. CUÉNOT 1896, p. 323; PANTEL 1898, p. 67; 1910, p. 159; THOMPSON 1913, 1915a et b; 1930a et b).

Dans les infections microbiennes également, les phagocytes sont loin de pouvoir toujours purifier la cavité du corps d'organismes nuisibles. C'est que, après injection de certaines espèces de bactéries, il ne se présente aucun englobement de ces microbes; METALNIKOV et ses élèves parlent alors d'une „chimiotaxie „négative des phagocytes envers les microbes” (METALNIKOV 1921, p. 370; METALNIKOV et CHORINE 1930, p. 278)<sup>1)</sup>. Après injection d'autres espèces déterminées de microbes, ceux-ci sont bien englobés dans le corps cellulaire des cellules sanguines, mais ces dernières ne semblent pas avoir le pouvoir de les digérer; les leucocytes se désagrègent alors et l'Insecte meurt (PAILLOT 1920b; METALNIKOV 1908, p. 582-583; 1924, p. 806; TOUMANOFF 1925b; METALNIKOV et CHORINE 1930, p. 284).

En rapport avec ce fait et avec celui que, dans la défense d'un Insecte contre des infections microbiennes, il se présente souvent aussi une réaction humorale, il y a quelques auteurs qui, con-

<sup>1)</sup> Par l'emploi du terme „chimiotaxie”, ils donnent à entendre que, d'après eux, il serait question, dans la phagocytose, d'un déplacement actif des leucocytes, opinion qui n'est pas vérifiée par les observations in vitro (v. s., pag. 531).

trairement à METALNIKOV, n'attribuent à la phagocytose qu'un rôle de peu d'importance dans le triomphe des infections microbiennes (GLASER 1918b, p. 39; PAILLOT 1920b; 1923a, p. 265; 1933, p. 311).

Il sera très difficile d'estimer à sa juste valeur l'importance de la phagocytose dans la défense d'un Insecte contre les infections bactériennes, puisque les phénomènes qui se présentent après l'injection de diverses substances, sont de nature très différente. On pourrait dire avec METALNIKOV (1924, p. 814): „Chaque „substance, chaque microbe, introduit dans le corps, provoque „une réaction spécifique.”

## Partie B. Recherches personnelles et discussion des résultats

### § 1. Matériel et méthodes.

Afin d'étudier la phagocytose par les éléments cellulaires du sang des Insectes, j'ai fait des expériences d'injection sur *Carausius morosus* Brunner, pour lesquelles je me suis servie surtout d'animaux du cinquième au septième stade (v.s., pag. 467).

Pour réduire le problème au plus simple, et mettre le moins possible en cause des influences inconnues, je n'ai injecté qu'une suspension de particules indifférentes. KRIJGSMAN a démontré (1928, p. 252-254), que les matières d'injection les plus employées, l'encre de Chine et le carmin, forment, après avoir été mélangées d'eau, un suspensoïde, c'est-à-dire un liquide contenant, outre les particules se trouvant en suspension, des particules en solution colloïdale. Ces petites particules, qui sont ultramicroscopiques (diamètre  $< 0,1 \mu$ ), peuvent se diffuser, ce qui fait que, si après injection d'un tel suspensoïde l'on en retrouve une partie dans les leucocytes, il n'est pas permis d'en conclure qu'il s'est fait une phagocytose, car il est très possible que les particules de matière colorante visibles dans les cellules, se soient formées par une concentration de particules ultramicroscopiques, qui n'ont pas été englobées dans les cellules par voie phagocytaire.

Afin d'éliminer cette possibilité d'erreur, il faut donc se servir d'une suspension pure; dans ce but j'ai choisi une suspension de 1 gramme de poudre Norit, c'est du charbon médicinal (de la N.V. Algemeene Norit Maatschappij à Amsterdam), dans 50 cm<sup>3</sup> d'eau physiologique salée à 0,5 % dans de l'eau distillée.



Suivant KENYON<sup>1</sup> la poudre Norit ne contient pas de particules plus petites que 0,24  $\mu$ . Des mesurages m'ont démontré, que les plus grosses ont un diamètre d'environ 30  $\mu$ ; toutes les particules présentent une forme irrégulière et anguleuse. Cette grosseur inégale des particules nous permet d'observer des différences éventuelles dans la conduite des leucocytes envers des particules de dimensions différentes. Cette suspension fut injectée latéralement à une cinquantaine d'exemplaires de *Carausius*, entre le deuxième et le troisième segment abdominal.

Pour autant que j'ai pu observer, cette solution à 0,5 % n'a pas d'influence nuisible sur les cellules du sang. Le sang des animaux à qui je l'avais injectée présenta au contrôle, après 5, 15, 30, 60 minutes, un aspect cytologique parfaitement normal. Si l'on injecte, au contraire, une quantité quelque peu importante d'eau distillée, les cellules des frottis faits peu après présentent un aspect grossi et fortement vacuolisé. Ce n'est que peu à peu qu'elles reprennent leur aspect normal.

Le fait que ces particules sont, partiellement, assez grandes et que dans cette suspension la sédimentation se fait très rapidement, nécessite l'usage d'une aiguille relativement grosse et une très grande rapidité dans l'opération. La grosse aiguille fait une plaie assez large, qui guérit cependant complètement après badigeonnage avec une solution de collodion. Il est cependant inévitable qu'un peu de sang et de liquide injecté coulent de la plaie, ce qui fait qu'un dosage exact de la suspension n'est pas possible. Les animaux, traités de la sorte, furent cultivés dans les circonstances que nous avons décrites plus haut (pag. 467). Après 1<sup>er</sup>, 4<sup>es</sup>, 1<sup>er</sup>, 1<sup>er</sup>, 1<sup>er</sup>, 2<sup>es</sup>, 3<sup>es</sup>, 4<sup>es</sup>, 5<sup>es</sup>, 12<sup>es</sup>, 18<sup>es</sup>, 24 heures, 2, 5, 7, 28, 46, 65 et 104 jours il fut fait des frottis (une centaine en total) du sang de ces animaux, suivant la méthode habituelle (v.s., pag. 470-471). Pour chaque observation on fit usage d'un animal nouveau, dont on n'avait jamais prélevé du sang, afin qu'un prélèvement antérieur ne pût influencer les résultats.

Dans 15 cas les animaux, après le prélèvement du sang pour les frottis, furent fixés et des morceaux coupés en séries, qui furent ensuite colorés au Giemsa ou à l'hématoxyline Ehrlich-éosine. Pour ces coupes, on prit le plus souvent un morceau de l'abdomen.

Toutes ces expériences furent faites à température de chambre. Mon plan original, d'observer aussi la phagocytose à des températures plus élevées, dut être abandonné, faute de temps.

Dans un but de comparaison on injecta à une vingtaine d'animaux une solution diluée de 1 cm<sup>3</sup> d'encre de Chine, tel qu'elle se vend à l'état liquide dans le commerce, dans 50 cm<sup>3</sup> d'une solution aqueuse de NaCl à 0,5 %.

## § 2. Résultats des recherches personnelles et discussion.

Les résultats de mes recherches sur la phagocytose des cellules sanguines de *Carausius* au moyen d'injections au Norit confirment, en général, ce que d'autres expérimentateurs ont découvert chez plusieurs autres espèces d'Insectes au moyen d'injections d'autres substances.

Les processus traités séparément dans la partie A de ce chapitre, seront également discutés ici, à tour de rôle.

### 1°. *La phagocytose s.s. par des leucocytes séparés.*

Ce processus peut le mieux être étudié sur des animaux auxquels on a injecté une petite quantité de Norit (v.i., pag. 117). En faisant des frottis du sang de ces animaux, une demi-heure environ après l'injection, on trouve que presque toutes les particules de charbon sont encore indépendantes des cellules; quelques-unes seulement se trouvent contre les leucocytes, mais cela pourrait être fortuit. L'aspect cytologique du sang n'a subi aucun changement.

Ce n'est qu'après deux heures environ qu'une partie relativement importante des particules s'est attachée à l'extérieur des leucocytes. Il est curieux de constater qu'un très grand pourcentage des cellules reste complètement libre de particules, tandis qu'aux quelques cellules, sur la superficie desquelles il s'est attaché de la matière colorante, un grand nombre de particules noires se trouvent réunies, de façon à cacher presque complètement la cellule (fig. 28). On observe donc des différences dans la conduite des leucocytes. En y regardant de près, on découvre que ces différences de conduite ne sont accompagnées que jusqu'à un certain point d'une différence de la structure cytologique visible dans les préparations. On constate, que les cellules qui rassemblent autour d'elles des particules noires, appartiennent au 1°, 2° et 3° type et aux formes intermédiaires entre ces types (la catégorie 2, v.s., pag. 476-477), mais que même parmi

elles la majeure partie reste libre de particules, et que celles auxquelles les particules se sont attachées ne présentent pas de différence dans la structure cytologique.

On constate de plus, que l'affirmation de certains auteurs disant que les particules s'attachent d'abord à un type déterminé de cellules et plus tard seulement à des cellules d'un autre type, ne correspond pas en ce cas à la réalité; un examen prolongé démontre qu'il ne s'y ajoute pas de cellules d'un autre type.

Le plus souvent, les particules séparées ne disparaissent du sang que lentement. Cela dépend en grande partie de la quantité de la substance injectée. Si cette quantité est grande, il se passe quelques semaines avant que les particules libres aient été soustraites au sang. Lorsque la quantité est petite, la plupart des particules se sont attachées aux cellules ou sont englobées par elles, après 12 heures environ, et ce processus est terminé pour la presque totalité après deux jours. La plupart des particules qui sont encore libres alors dans l'hémolymph, sont plus grandes que 10  $\mu$ . Ces grands morceaux restent toujours libres dans le sang; même dans des frottis faits 65 jours après que l'animal avait été injecté, leur aspect est encore parfaitement égal à celui que présentent les particules dans la suspension; ils paraissent être trop grands pour pouvoir être englobés dans une cellule et ne semblent provoquer aucune autre réaction.

On observe souvent un changement des cellules qui phagocytent; dans des préparations faites quelques heures après l'injection, le noyau de plusieurs de ces cellules est agrandi et a perdu sa structure et sa colorabilité spécifique, de sorte que la limite envers le cytoplasma devient floue. En même temps le cytoplasma lui-même s'écoule (fig. 29). Je crois que ces cellules dégénèrent complètement, ce qui fait que les particules redeviennent libres dans le sang. Cela pourrait expliquer le fait, que le plasma contient une petite quantité de particules de Norit isolées qui ne sont pas trop grandes pour être englobées par les leucocytes encore quelques semaines après une injection.

D'autres cellules cependant qui ont phagocyté, conservent leur aspect original; les granules noirs se trouvent le plus souvent plongés directement dans le cytoplasma, rarement dans une vacuole claire (fig. 30).

Pour autant qu'on puisse conclure de l'examen des préparations, l'englobement des particules de Norit se fait sans qu'il se présente des phénomènes d'amoeboïdité ou que des pseudo-

podes se forment. Dans les cellules vivantes observées dans une goutte pendante je n'ai jamais vu non plus de prolongements pseudopodiques. Ce n'est que quand on laisse une goutte de sang pendant quelques minutes sur un porte-objet, que les cellules sanguines qui sont en contact avec le verre, étendent de longs pseudopodes filiformes, comme c'est le cas, d'après MUTKOWSKI par exemple (1924, p. 133) lors de la cicatrisation d'une plaie. L'extension de pareils pseudopodes me semble être un processus irréversible. Les cellules ayant étendu des pseudopodes mourraient, tôt ou tard, sans avoir pu reprendre leur forme originale.

Des cellules qui se trouvent dans une goutte pendante conservent beaucoup plus longtemps leur forme originale arrondie que celles qui sont en contact avec le verre. Dans les observations mentionnées dans la littérature sur le pouvoir des leucocytes des Insectes d'étendre des pseudopodes (v.s., pag. 531) on indique rarement de façon précise dans quelles conditions se trouvaient les cellules durant ces observations, ce qui rend difficile d'estimer à leur juste valeur les changements de forme décrits par les divers auteurs. Ils ont probablement souvent attribué aux cellules sanguines des Insectes le pouvoir de changer activement leur forme, comme phénomène vital à cause des phénomènes décrits plus haut et que, pour ma part, je considère comme dégénératifs, ainsi que par exemple les changements de forme décrits par MUTKOWSKI (1924). L'observation d'IWASAKI (1927, p. 323), que ses formes a et b du sang de *Galleria* changent visiblement de forme en 5 minutes, n'a également qu'une valeur très douteuse, puisqu'il n'indique pas précisément les circonstances dans lesquelles se trouvaient les cellules; une période de cinq minutes est assez longue, à mon sens, pour désorganiser les cellules dans certaines circonstances.

Comme je l'ai remarqué plus haut, les particules de Norit qui n'ont pas un diamètre au-dessus de  $10\ \mu$  sont englobées dans les cellules libres de *Carausius*. IWASAKI croit (1927, p. 321) que les particules de celloïdine employées par lui, qui ont un diamètre moyen de  $2\ \mu$ , sont trop grandes pour être englobées par les cellules sanguines de *Galleria mellonella*. Mais si on considère que des particules de Norit ayant des diamètres jusque  $10\ \mu$ , des érythrocytes (METCHNIKOFF 1901, p. 75) et des Flagellés (v.s., pag. 530) sont bien phagocytés, la conclusion s'impose que ce n'est pas tant la grosseur que le caractère des particules qui a été cause du résultat négatif des recherches d'IWASAKI.



## 2°. *La formation d'agglomérations de cellules et de plasmodes.*

On trouve des agglomérations et des plasmodes de cellules sanguines aussi bien dans des frottis que dans des coupes faites d'exemplaires de *Carausius* quelques heures après qu'on leur a injecté une suspension de Norit. Surtout quand une quantité assez considérable de substance a été injectée, on découvre très vite – après 15 à 30 minutes – que des cellules, à la superficie desquelles se trouvent des particules de Norit, se posent les unes contre les autres; il ne s'est pas encore fait alors de fusion de cytoplasma. On ne trouve jamais ici autour des cellules des quantités de substance aussi considérables que ne le représente METALNIKOV (1908, pl. XXI, fig. 45) pour *Galleria* après une injection de carmin.

Après une heure ou davantage, on trouve, même chez les animaux qui ont eu une petite injection, des groupes de cellules qui se sont fondues les unes des autres; des particules noires se trouvent répandues dans la masse commune du cytoplasma (fig. 31).

Ces plasmodes semblent pouvoir dégénérer assez vite, comme des leucocytes isolés qui ont phagocyté (v.s., pag. 541); dans des frottis faits environ 5 heures et davantage après l'injection on trouve souvent des plasmodes dont la masse cytoplasmique s'écoule, tandis que les noyaux deviennent hypochromatiques et perdent leur contour bien délimité.

Dans des coupes également on peut observer, peu après une injection, des agglomérations de cellules et des formations de plasmodes; il est souvent très difficile d'établir avec certitude s'il s'est fait une fusion de plasma ou bien si les cellules sont seulement très serrées les unes contre les autres.

Je crois que, dans la majeure partie des cas, les cellules conservent leur individualité et ne se fondent donc pas en un syncytium. Ces masses de cellules sont tantôt d'une structure détachée tantôt elles forment un tissu fortement cohérent remplissant, en grande partie, les cavités entre les autres tissus de l'animal.

D'une part les frottis démontrent que les plasmodes dégénèrent facilement, mais d'autre part les coupes prouvent que des cellules sanguines agglomérées, qui ont été soustraites à la circulation, peuvent vivre encore très longtemps. De telles masses de cellules se trouvent en grande quantité même dans des coupes d'animaux

qui ont été fixés 2 à 3 mois après l'injection; les cellules dans ces coupes se trouvent le plus souvent serrées les unes contre les autres, mais elles sont distinctement délimitées (fig. 32). On ne trouve pas de cellules hypertrophiées uninucléaires.

### 3°. *La formation de nodules leucocytaires.*

Si l'on ouvre des animaux, auxquels une suspension de Norit a été injectée, quelque temps après cette injection, des groupes de particules noires se retrouvent sur tous les endroits possibles de la cavité du corps, entre les muscles, les lobes du corps adipeux, etc.; ils sont répandus au hasard aussi bien dans le thorax que dans l'abdomen. Des organes phagocytaires, qu'on peut reconnaître par un fort amoncellement local de la matière colorante, que CUÉNOT (1896, pp. 316-321) et DAWYDOFF (1904a et b) par exemple ont trouvés chez d'autres Orthoptères, ne se découvrent pas chez *Carausius*. L'étude de coupes m'a donné la conviction que l'endroit où se trouvent les masses noires dépend en majeure partie: 1°. de l'endroit où l'injection a été administrée (près de ce point il se retrouve plus de Norit que partout ailleurs dans le corps), 2°. de l'étroitesse des lacunes, 3°. de la dimension des particules. Une influence importante de la direction du courant sanguin, qui ferait prévoir la présence d'un amoncellement de substance noire surtout dans les derniers segments abdominaux, ne se manifesta pas. Il est probable que les particules échouent très peu de temps après l'injection, de sorte que la circulation du sang ne joue pas un rôle prépondérant dans la distribution des particules dans le corps.

Le sort subséquent de ces masses échouées dépend de la quantité de substance injectée. Si elle a été grande, les grumeaux noirs restent pendant des semaines parmi les tissus, sans qu'il s'amoncelle beaucoup de leucocytes autour. On a l'impression que l'animal ne dispose pas d'assez de leucocytes pour isoler tant de substance.

Si l'injection n'a pas été grande, on voit après quelques heures des leucocytes se placer autour des grumeaux les plus importants des particules de matière colorante et on les voit entourer peu à peu complètement les corps étrangers qu'ils isolent ainsi du reste du corps.

On ne saurait indiquer avec précision le moment où commence la formation des follicules. Dans quelques séries d'animaux, fixés une heure après l'injection, il se présenta à ce moment déjà

beaucoup de cellules réunies autour du Norit; dans d'autres séries, faites d'animaux qui n'avaient été tués qu'à un moment, variant de quelques jours à 6 semaines après l'injection, il ne s'en présentait pas encore. Comme nous l'avons remarqué plus haut, cela dépend surtout de la quantité de la substance injectée, bien que, d'autre part, il faille constater qu'un pareil rapport ne peut pas toujours être établi.

Il ne se présente pas ici une structure pareillement solide, comme celle décrite pour les capsules de *Galleria mellonella* (v.s., pag. 533-535), ce qui correspond parfaitement à ce que TOUMANOFF trouva (1925a) après avoir injecté des Bacilles tuberculeux à *Carausius morosus* (*Dixippus morosus*) (v.s., pag. 535).

Ce qui est très remarquable, c'est que dans un seul animal, à des endroits situés tout près les uns des autres, les nodules peuvent présenter une grande différence de solidité. C'est le cas, par exemple, pour les nodules représentés dans les figures 33 et 34, qui ont été dessinés d'après des coupes éloignées seulement de 110  $\mu$  les uns des autres, dans un animal fixé une semaine après l'injection. On ne pourrait donc conclure d'après les coupes de quoi provient cette différence. En admettant que la formation des nodules commence au même moment à tous les endroits du corps, on ne pourrait donc pas établir avec certitude quel aspect les nodules auront à un moment donné après l'injection.

Les nodules sont composés le plus souvent de plusieurs noyaux composés eux-mêmes de particules de Norit entourées de quelques couches de cellules aplaties contenant souvent, à leur tour, des particules de matière colorante. On ne pourrait déterminer d'après les coupes quels types de cellules prennent part à la formation des nodules, parce que les différents types présentent trop peu de dissemblance dans les coupes.

On a pu quelquefois observer une réaction inflammatoire des cellules du corps adipeux, là où les cellules adipeuses se trouvaient en contact avec un nodule.

Les nodules leucocytaires conservent très longtemps le même aspect. Dans des coupes faites d'animaux qui avaient été injectés 2 mois auparavant, les nodules leucocytaires sont encore tout pareils à ceux d'animaux fixés une semaine après l'injection. Les cellules conservent leur colorabilité; la paroi du nodule ne s'est pas épaissie et les particules de Norit n'ont pas changé non plus.

Dans un animal tué 104 jours après l'injection, on ne trouva presque plus de particules noires. Cependant on trouve des formations qu'il faut considérer comme des restes de nodules leucocytaires; elles avaient partiellement dégénéré complètement; un certain nombre pourtant était composé de cellules encore bien séparées les unes des autres paraissant saines.

Je n'ai pas constaté chez *Carausius* la formation de mélanine dans les nodules leucocytaires, comme METALNIKOV (1908, p. 581; 1914; 1924, p. 810, 811) et HOLLANDE (1920a et b) l'ont décrit pour des chenilles auxquelles ils avaient injecté des microbes.

La description donnée ci-dessus de mes recherches sur la formation des nodules leucocytaires prouve, que le cours des processus peut varier beaucoup, non seulement pour différents exemplaires de la même espèce, mais aussi pour un seul animal. Quant à la cause de ces divergences, le matériel restreint ne permet pas d'énoncer une supposition; il faudrait pour cela faire des recherches comparatives sur un matériel beaucoup plus étendu.

#### 4°. La formation d'abcès ou de furoncles.

Sur la peau des animaux vivants de *Carausius* je n'ai jamais trouvé les taches noires que METALNIKOV trouva chez *Galleria* (v.s., pag. 536), taches, qui indiquent qu'au-dessous il se forme des abcès.

Dans les coupes il fut trouvé quelquefois, près d'une rupture de la peau, un amoncellement de leucocytes dégénérés ressemblant à un abcès, mais un examen plus précis démontra qu'on avait affaire ici à l'endroit où l'aiguille d'injection avait blessé la peau.

Ce que j'ai remarqué, par contre, c'est que dans des coupes, faites longtemps après l'injection, plusieurs leucocytes chargés de particules noires se trouvaient contre l'hypoderme, souvent réunies en grandes quantités, quelquefois libres (figs 32 et 34). Je n'ai pas pu déterminer ce que deviennent ces cellules et agglomérations de cellules. Il est possible que durant la vie ultérieure de l'animal elles restent à l'endroit où elles se sont fixées, sans subir de changement. Il est possible aussi que ces cellules pénètrent peu à peu dans l'hypoderme et sont expulsées avec la cuticule lors d'une mue, ce que SUSSLOFF a trouvé (1906) chez *Gryllus domesticus* L. après une injection d'encre de Chine.

Je n'ai pu être fixée sur cette question cependant; j'ai trouvé



quelquefois des particules de Norit dans la cuticule, il est vrai, mais même si ces animaux avaient déjà mué une fois, il faut considérer, avant de tirer des conclusions, que les particules s'éloignent très facilement de leur place originale (p. ex. les nodules leucocytaires) lors de la fabrication des coupes de microtome et du traitement ultérieur et qu'il se trouve donc des particules isolées de Norit répandues dans toute la préparation, même en dehors des coupes, de sorte qu'une seule particule de Norit, qu'on trouve dans la cuticule, n'y ait pas séjourné nécessairement tout le temps. Une irrégularité distincte dans la structure de la cuticule dans le voisinage d'une telle particule ne fut pas trouvée, non plus que des restes de leucocytes.

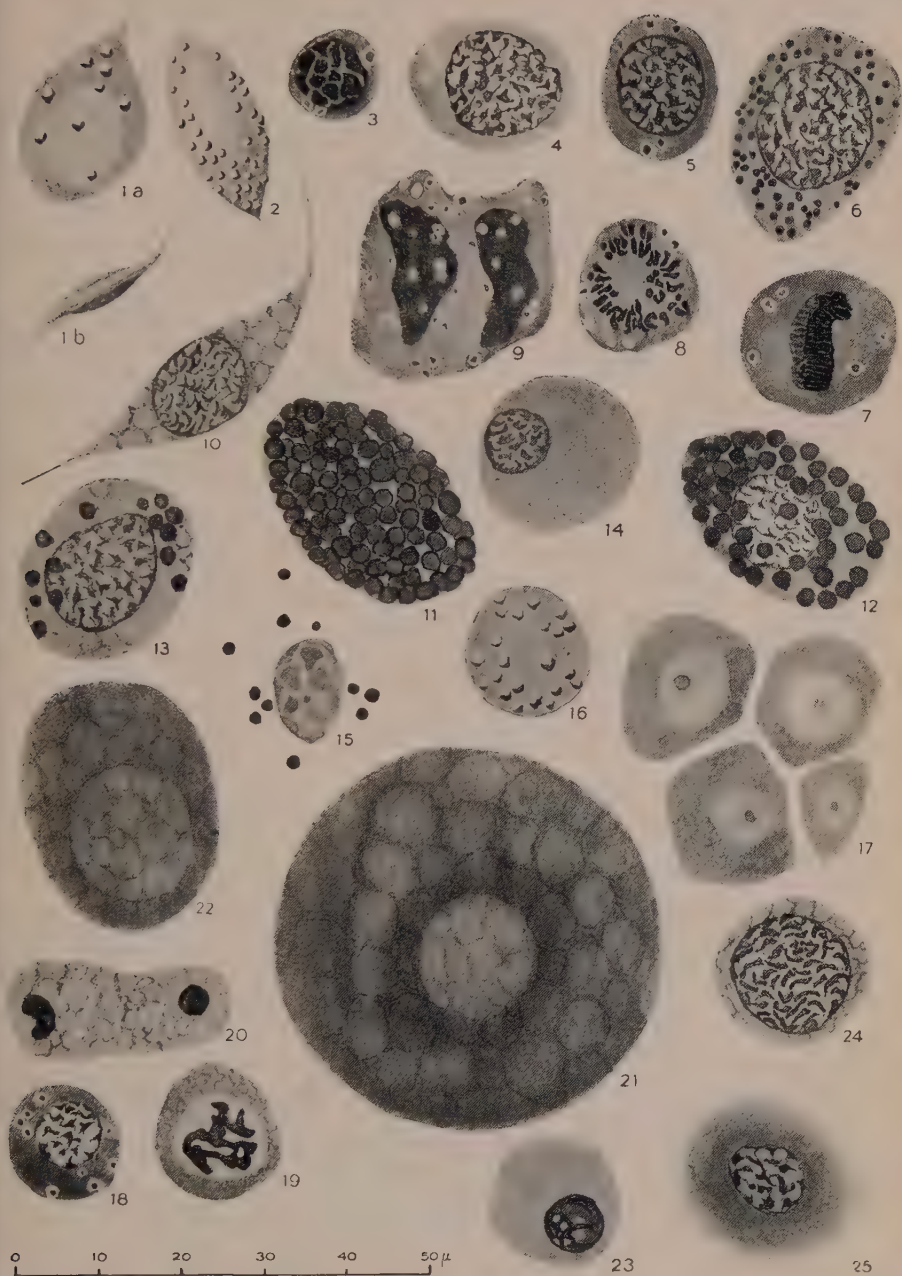
Si l'on prend en considération que 3 mois après, quand l'animal a mué plusieurs fois, il se trouve encore plusieurs de ces cellules fixées avec des inclusions dans certains des animaux injectés, il est probable qu'elles ne pénètrent pas dans l'hypoderme et qu'elles ne subissent aucun changement jusqu'à la mort de l'animal.

En comparant des frottis et des coupes d'animaux auxquels on a injecté du Norit avec des frottis et des coupes d'animaux auxquels on a injecté une solution diluée d'encre de Chine, on trouve que les différences sont minimales. Ceux auxquels on avait injecté de l'encre de Chine diffèrent des autres sur les points suivants: 1°. Aussi bien dans les frottis que dans les coupes faites peu après l'injection, il se présente à certains endroits une coloration brune diffuse du plasma sanguin et du cytoplasma des leucocytes, provenant probablement de ce que les particules colloïdales se précipitent. Après 24 heures environ ce phénomène a disparu. 2°. Les particules noires sont plus largement répandues dans le corps. Cela provient probablement de ce qu'elles n'échouent pas aussi vite que les particules plus grandes du Norit et qu'elles sont transportées, par conséquent, par le courant sanguin à travers tout le corps et déposées de même dans des lacunes plus étroites. 3°. Les processus semblent commencer de façon plus rapide et plus intensive, ce qui n'empêche pas que la matière colorante est encore présente dans le corps après 104 jours, dans des plasmods et des nodules leucocytaires.

Comme nous l'avons observé plus haut (pag. 539), je n'ai pu doser de façon minutieuse la quantité des substances injectées. Puisqu'il est inutile de comparer la situation chez des animaux

auxquels on a injecté des substances inconnues en quantité différente, j'ai renoncé à un traitement quantitatif du matériel, à la détermination, par exemple, de l'index phagocytaire (c'est-à-dire le pourcentage des leucocytes ayant phagocyté) à différentes époques après l'injection, etc. Pourtant il n'est pas du tout indifférent, en quelle quantité de la substance phagocytable est introduite dans le corps de l'Insecte. Une petite quantité de particules est, en général, englobée assez vite par les cellules séparées, une quantité plus grande donne davantage lieu à la formation d'agglomérations, de plasmodes et de nodules. Si l'on injecte une grande quantité d'une suspension, l'index phagocytaire n'est pas plus grand que quand on n'injecte qu'une petite dose, comme le démontrent les frottis; l'index phagocytaire n'est donc pas proportionnel à la quantité des matières phagocyttables contenues dans le sang.

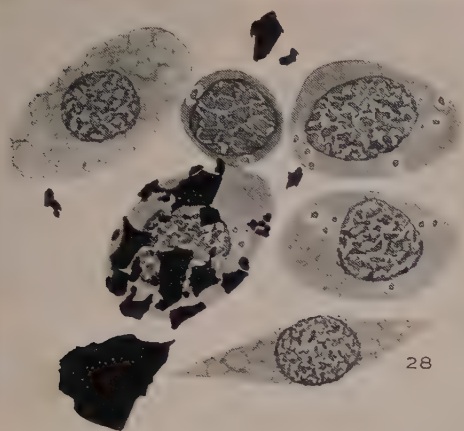
Je crois que, dans les recherches sur la phagocytose dans le sang des Insectes au moyen d'injections – non seulement dans les injections de matières indifférentes, mais surtout dans les injections microbiennes – on a fait trop peu attention à l'influence que le dosage des particules à phagocyter a sur la réaction du sang. Quand PAILOT par exemple décrit ses recherches sur le cours des infections microbiennes (1923a), il ne mentionne nulle part en quelle quantité une espèce déterminée de microbes a été inoculée par lui. En parlant de la technique employée il dit seulement: „on prépara l'émulsion microbienne, en délayant „une parcelle d'une culture pure sur gélose, dans un peu d'eau „physiologique”. Mais la dose employée a sans doute une grande influence sur les résultats des recherches. Une notion de l'importance du dosage, au moins en ce qui concerne les microbes, se trouve clairement, entre autres, chez METALNIKOV, qui remarque (1924, p. 798): „Quelque peu virulent que soit „le microbe sur la chenille, on peut toujours trouver la dose „maxima qui le tuera.” Il en est probablement de même pour plusieurs microbes virulents pour lesquels on pourrait trouver „une dose minima mortelle” (METALNIKOV et GASCHEN 1921; 1922, p. 240; TOUMANOFF 1927; METALNIKOV et CHORINE 1930, p. 278); en restant au-dessous de cette dose l'animal triompherait de la maladie. Il ne me semble pas impossible qu'après des recherches approfondies, il sera prouvé que la phagocytose a une signification plus grande que celle que lui ont attribué certains auteurs, qui se basent sur les résultats de recherches au



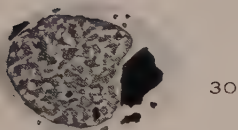
MARIA ROOSEBOOM. Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certains Insectes, avec quelques considérations générales.



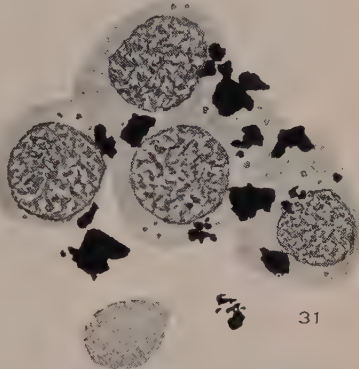




28

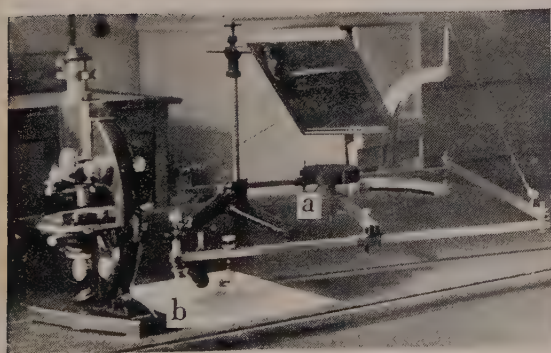


30

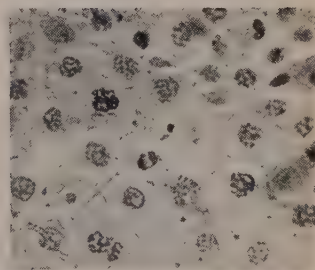


31

0 10 20 30 40 50  $\mu$



26

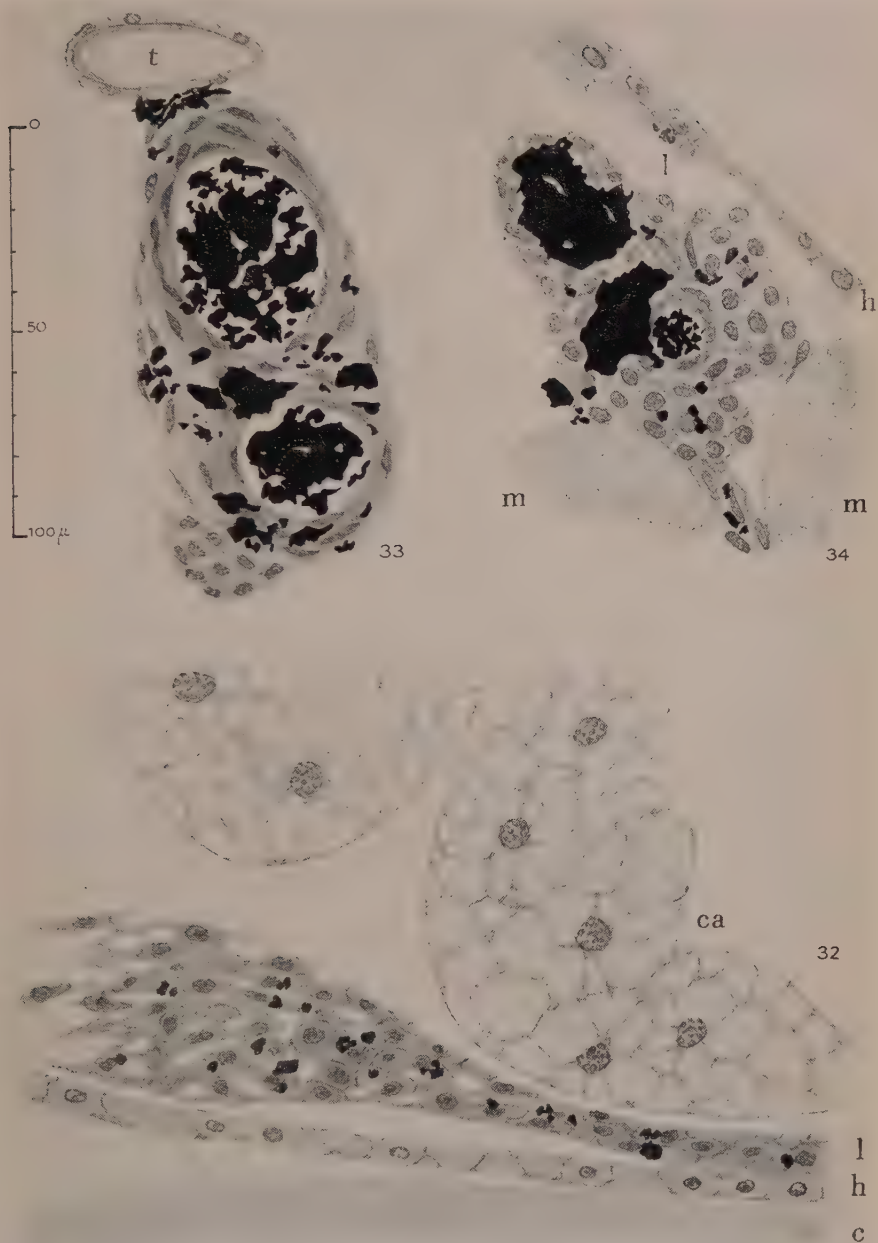


0 10 20 30 40 50  $\mu$

27

MARIA ROOSEBOOM. Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certains Insectes, avec quelques considérations générales.





MARIA ROOSEBOOM. Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certains Insectes, avec quelques considérations générales.





moyen d'injections, où sont presque toujours introduites dans le corps de l'Insecte des quantités considérables de microbes à la fois. En ce qui concerne les microbes causant la septicémie, l'infection se fait dans la nature selon toute probabilité par des blessures de la peau (l'infection „per os” ne réussit que rarement pour ces microbes, en tout cas chez la plupart des espèces d'Insectes examinées) et les microbes ne s'introduisent probablement souvent qu'en petites quantités dans le corps. On a constaté déjà que par des injections de doses très minimes, les Insectes peuvent être immunisés contre certains microbes virulents (METALNIKOV et CHORINE, 1930, p. 242).

Enfin, si l'on compare les résultats des injections de Norit chez *Carausius*, décrits dans ce chapitre, avec ce que d'autres auteurs ont trouvé après des injections d'autres matières chez *Galleria* et d'autres espèces d'Insectes, nous avons l'impression que, dans nos expériences, les phénomènes de phagocytose sont en général moins intenses que chez des chenilles par exemple. Les causes de cette intensité restreinte des processus peuvent provenir soit de l'animal sur lequel on a expérimenté, soit de la substance injectée, soit des circonstances de milieu; probablement plusieurs de ces causes entrent en jeu. En général la réaction du sang des Insectes aux particules introduites dans la cavité du corps semble dépendre: 1°. de l'espèce d'Insectes (TOUMANOFF 1925a; METALNIKOV et CHORINE 1930, p. 277); 2°. de l'état physiologique, en rapport avec la vie normale, dans lequel se trouve l'animal durant l'expérience (v. GEBHARDT 1932, p. 533); 3°. du caractère de la substance injectée (v.s., pag. 530, 538, 542, 547); 4°. de la dose de la substance injectée (v.s., pag. 548); de la dimension des particules (v.s., pag. 541); 6°. de la température (METALNIKOV 1908, p. 583; PAILLOT 1923a, pp. 203-205; IWASAKI 1925, p. 594) et d'autres circonstances de milieu.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ, L., 1849: On the circulation of fluids in Insects. Proc. Amer. Ass. Advanc. Science, 2° Meet., 1849. Traduit dans: Ann. Sc. nat., Zool., (3), **15**, 1851, 358-363.
- AGHAR, M., 1928: Contribution à l'étude de l'immunité chez les Insectes. Thèse Montpellier.
- ANGLAS, J., 1901: Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. Bull. sc. France et Belgique, **34**, 363-473.

- BAKER, H., 1744: Het microscoop gemakkelijk gemaakt, enz. Amsterdam.
- , 1770: Nuttig gebruik van het microscoop, enz. 2<sup>o</sup> éd., Amsterdam.
- BALBIANI, M., 1886: Études bactériologiques sur les Arthropodes. C.R.Ac. Sc., **103**, 952.
- BARRAT et G. ARNOLD, J. O. W., 1910: A study of the blood of certain Coleoptera: *Dytiscus marginalis* and *Hydrophilus piceus*. Quart. Journ. micr. Sc., N.S., **56**, 149-165.
- BEHN, F. W. G., 1835: Entdeckung eines von den Bewegungen des Rückengefäßes unabhängigen, und mit einem besondern Bewegungsorgane versehenen Kreislaufes in den Beinen halbflüglichter Insecten. Müllers Arch. Anat. Physiol., 1835, 554-562. Traduit dans: Ann. Sc. nat., Zool., (2), **4**, 1835, 5-12.
- BERLESE, A., 1900a: Considerazioni sulla fagocitosi negli Insetti metabolici. Zool. Anz., **23**, 441-449.
- , 1900b: Intorno alle modificazioni di alcuni tessuti durante la ninfa della *Calliphora erythrocephala*. Boll. Soc. entomol. ital., **32**, 253-288.
- , 1901: Vorgänge welche während der Nymphosis der metabolischen Insekten vorkommen. Zool. Anz., **24**, 515-521.
- BLANCHARD, E., 1847: De la circulation chez les Insectes. C. R. Ac. Sc., **24**, 870.
- , 1848: Idem. Ann. Sc. nat., Zool., (3), **9**, 359-398.
- , 1849: Note en réponse à des remarques contenues dans un mémoire de M. LÉON DUFOUR relatif à la circulation dans les Insectes. C. R. Ac. Sc., **28**, 76.
- , 1851: Nouvelles observations sur la circulation du sang et la nutrition chez les Insectes. Ann. Sc. nat., Zool., (3), **15**, 371-376.
- BLAUSTEIN, W., 1935: Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte *Ephestia Kühniella* Zeller. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere, **30**, 334-335.
- BOWERBANK, J. S., 1833: Observations on the circulation of the blood of Insects. Entomol. Mag., **3**, 1833, 239. Résumé dans: Müllers Arch. Anat. Physiol., **1**, 1834, 119-120.
- BRANTS, A., 1841: Bejdrage tot de kennis der monddeelen van eenige Vliesvleugelige Gekorvenen (Insecta hymenoptera). Tijdschr. natuurl. Gesch. Physiol., **8**, 71-126.
- BROOKS, C. C., 1930: Recovery from parasitism. Nature, **125**, 14.
- BRUNTZ, L., 1908: Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures. Arch. Zool. expér., (4), **8**, 471-488.
- CARUS, C. G., 1827: Vorläufige Nachricht über die Entdeckung eines deutlichen Blutlaufes bey Insecten. Isis, 1827, 317.
- , 1828: Nachträgliche Bemerkungen über den Blut-Umlauf in den Kerfen, insbesondere den Blut-Umlauf in Vollkommenen betreffend. Isis, 1828, 477-480.
- , 1831: Fernere Untersuchungen über Blutlauf in Kerfen. Nov. Acta phys.-med. Acad. Caes. Leop. - Carol., **15**, 1-18.
- CHORINE, V., 1928: Sur l'immunisation des chenilles de *Galleria mellonella* contre le *Bacterium galleriae* n° 2. C. R. Ac. Sc., **186**, 1659.
- CUÉNOT, L., 1887: Études sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale. Arch. Zool. expér., (2), T. **5**, notes et rev., 43-47.
- , 1890: Le sang des *Meloë* et le rôle de la cantharidine dans la biologie des Insectes vésicants. Bull. Soc. Zool. France, **15**, 126-128.

- CUÉNOT, 1891: Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Arch. Zool. expér., (2), **9**, 365-399.
- , 1896: Études physiologiques sur les Orthoptères. Arch. Biol., **14**, 293-341.
- , 1897: Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. Arch. Anat. microscop., **1**, 153-192.
- , 1899: Les prétendus organes phagocytaires décrits par KOULVETCH chez la Blatte. Arch. Zool. expér., (3), **7**, notes et rev., 1.
- DAWYDOFF, C., 1904a: Note sur les organes phagocytaires de quelques Gryllons tropicaux. Zool. Anz., **27**, 589-593.
- , 1904b: L'appareil phagocytaire d'un Locustide de Java (*Cleandrus graniger* Serv.). Zool. Anz., **27**, 707-710.
- DEEGENER, P., 1928: Zirkulationsorgane und Leibeshöhle, dans: SCHRÖDERS Handbuch der Entomologie, **1**, 383-437. Jena.
- DEWITZ, H., 1889: Eigenthätige Schwimmbewegung der Blutkörperchen der Gliederthiere. Zool. Anz., **12**, 457-464.
- DROOGLEEVER FORTUYN - v. LEYDEN, C. E., 1916: Eenige waarnemingen omtrent periodieke kerndeeling bij de kat. Versl. kon. Akad. Wetensch., natuurr. Afd., Amsterdam, **24**, 1658-1663.
- , 1924: Voortgezet onderzoek naar periodieke kerndeelingen. Ibid., **33**, 133-134.
- , 1926: Dag- en nachtperioden in kerndeelingen. Ibid., **35**, 585-594.
- DUFOUR, L., 1841: Études anatomiques et physiologiques sur une Mouche, dans le but d'éclairer l'histoire des métamorphoses et de la prétendue circulation des Insectes. Ann. Sc. nat., Zool., (2), **16**, 5-14.
- DUGÈS, A., 1838: Traité de physiologie comparée, **2**, 438-443.
- DURHAM, H. E., 1892: On wandering cells in Echinoderms etc., more especially with regard to excretory functions. Quart. Journ. micr. Sc., **33**, 81-121.
- ECKSTEIN, F., 1931: Immunität bei Insekten. Anz. Schädlingssk., **7**, 49-55.
- FAURE, J. C., 1926: Contribution à l'étude d'un complexe biologique: La Pieride du Chou (*Pieris brassicae* L.) et ses parasites Hyménoptères. Thèse Lyon.
- FISCHER, A., 1927: Gewebezüchtung. München.
- FORBES, S. A., 1885: Studies on the contagious diseases of Insects, I. Bull. Illinois State Labor. nat. Hist., **2**, 257-321.
- FRÉDÉRICQ, L., 1881: Sur le sang des Insectes. Bull. Acad. roy. Belg., (3), **1**, 487-490.
- GANIN, 1877: Postembryonale Entwicklung der Insecten, dans: HOYER, Protoc. Sitz. Sect. Zool. vergl. Anat. V. Versamml. russ. Naturf. Aerzte, Warschau Sept. 1876. Zeitschr. wiss. Zool., **28**, 386-389.
- GEBHARDT, A. v., 1932: Histologische Structur des Carabenblutes. Zeitschr. Zellforsch. mikr. Anat., **15**, 530-539.
- GLASER, R. W., 1915: Wilt of Gipsy-moth caterpillars. Journ. agricult. Research, **4**, 101-128.
- , 1917: The growth of Insect blood in vitro. Contrib. entomol. Lab. Bussey Institution, n° 125; Psyche, **24**, 1-7.
- , 1918a: The aërobic nature of Insect tissue. Journ. N. Y. entomol. Soc., **26**, 1-3.
- , 1918b: On the existence of immunity principles in Insects. Psyche, **25**, 39-46.

- GRABER, V., 1871: Über die Blutkörperchen der Insekten. Sitzungsber. kais. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Cl., **64**, I. Abth., 9-44.
- , 1891: Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. Biol. Centralbl., **11**, 212-224.
- GRIESBACH, 1891: Über die normale Gestalt und die Gestaltsveränderungen der Leukocyten des Blutes von Wirbellosen und Wirbelthiere. Verhandl. X. internat. medic. Congr. Berlin, **2**, Abth. 1, 79-82.
- GRIFFITHS, A. B., 1891: On the blood of Vertebrata. Proc. roy. Soc. Edinburgh, **18**, 288-294.
- , 1892: Idem. Ibid., **19**, 116-130.
- GRUTHUISEN, 1818: Physiologische und physiographische Bemerkungen über mikroskopische Thiere, usw. Salzburger med. chir. Ztg, **4**; Isis, 1820, I. Abth., 259.
- HABER, V. R., 1926: The blood of Insects, with special reference to that of the common household german or croton cockroach, *Blattella germanica* L. Bull. Brooklyn entomol. Soc., **21**, 61-77.
- HAMILTON, M. A., 1931: The morphology of the Water Scorpion, *Nepa cinerea* Linn. Proc. Zool. Soc. London, 1931, part 2, 1067-1136.
- HEIDENHAIN, M., 1891: Verhandl. X. intern. medic. Congr. Berlin, **2**, Abth. 1, 83.
- HENNEGUY, L. F., 1904: Les Insectes. Paris.
- HOLLANDE, A. Ch., 1909: Contribution à l'étude du sang des Coléoptères. Arch. Zool. expér., (5), **2**, 271-294.
- , 1911: Étude histologique comparée du sang des Insectes à l'hémorrhée et des Insectes sans hémorrhée. Ibid., (5), **6**, 283-323.
- , 1913: Les cellules à sphérules du sang de la chenille de *Heterogynis penella*. C. R. Soc. Biol., **74**, 1188.
- , 1919: Absence d'alexine dans le sang des Insectes. Ibid., **82**, 218.
- , 1920a: Remarques au sujet de la transformation en masse brunâtre du Bacille tuberculeux à l'intérieur des phagocytes du sang des chenilles. Ibid., **83**, 670.
- , 1920b: La formation du pigment brun-noir (mélanine) au cours de la phagocytose chez les Insectes. Ibid., **83**, 726.
- , 1920c: Oenocytoides et tétatocytes du sang des chenilles. C. R. Ac. Sc., **170**, 1341.
- , 1929: Remarques au sujet des tétatocytes du sang des Insectes: origine de ces cellules. Arch. Zool. expér., **69**, notes et rev., 1-11.
- et M. AGHAR, 1928: La phagocytose et la digestion du Bacille tuberculeux par les leucocytes du sang des chenilles autres que *Galleria mellonella*. C. R. Soc. Biol., **99**, 120.
- et M. GÉLY, 1929: La formation des nodules leucocytaires tuberculeux chez l'Insecte. Ibid., **102**, 384.
- et M. VICHER, 1928: Vaccination de l'Insecte par virus vivant sensibilisé. Ibid., **99**, 1471.
- HUFNAGEL, A., 1918: Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.). Arch. Zool. expér., **57**, 47-202.
- IWANOW, E., 1925: Les *Trypanosoma equiperdum* dans le corps des chenilles de *Galleria mellonella*. C. R. Soc. Biol., **92**, 1286.
- IWASAKI, Y., 1925: Sur le déclanchement expérimental des ondes de cinèse dans le sang de quelques Insectes. Ann. Physiol. Physicochim. biol., **1**, 580-595.



- IWASAKI, 1927: Sur quelques phénomènes provoqués chez les chenilles de papillons, par l'introduction de corps étrangers. Arch. Anat. micr., **23**, 319-346.
- JACKSON, D. J., 1924: Insect parasite of the Pea-weevil. Nature, **113**, 353.
- , 1928: The biology of *Dinocampus (Perilitus) rutilus* Nees, a Braconid parasite of *Sitona lineata* L., part 1. Proc. zool. Soc. London, 1928, 597-630.
- , 1935: Giant cells in Insects parasitized by Hymenopterous larvae. Nature, **135**, 1040.
- JONES, T. W., 1846: The blood-corpuscle considered in its different phases of development in the animal series. Philos. Trans. roy. Soc., 1846, 63-102.
- KOLLMANN, M., 1908: Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. Ann. Sc. nat., Zool., (9), **8**, 1-238.
- KÖRTING, A., 1934: Über den Einfluss der Nahrung auf das Wachstum der Stabheuschrecke. Zeitschr. wiss. Insektenbiol., **27**, 225-232.
- KOSCHEVNIKOV, G. A., 1900: Über den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). Zool. Anz., **23**, 337-353.
- KOWALEVSKY, A., 1885: Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Ibid., **8**, 98-103, 123-128, 153-157.
- , 1886: Zum Verhalten des Rückengefäßes und des guirlandenförmigen Zellstranges der Musciden während der Metamorphose. Biol. Centralbl., **6**, 74-79.
- , 1887: Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. wiss. Zool., **45**, 542-594.
- , 1889: Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane, Insekten. Biol. Centralbl., **9**, 42-47, 65-66.
- KRASILSHTSHIK, I., 1893: La graphitose et la septicémie chez les Insectes. Mém. Soc. Zool. France, **6**, 245-285.
- KRIJGSMAN, B. J., 1928: Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei *Helix pomatia*; II. Teil: Sekretion, Resorption und Phagocytose. Zeitschr. vergl. Physiol., **8**, 187-258.
- LANDOIS, H., 1864: Beobachtungen über das Blut der Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., **14**, 55-69.
- , H. et L., 1865: Über die numerische Entwicklung der histologischen Elemente des Insektenkörpers. Ibid., **15**, 307-327.
- LAZARENKO, Th., 1925: Die morphologische Bedeutung der Blut- und Bindegewebeelemente der Insekten. Zeitschr. mikrosk.-anat. Forsch., **3**, 409-499.
- LEDINGHAM, J. C. G., 1908: The influence of temperature on phagocytosis. Proc. roy. Soc. London, **80**, 188-195.
- LEYDIG, 1859: Zur Anatomie der Insekten. Müllers Arch. Anat. Physiol., 1859, 35-37.
- LIEBERKÜHN, N., 1872: Die Bewegungserscheinungen der Zellen. Schr. Gesellsch. Beförder. ges. Naturwiss. Marburg, **9**, 335-382.
- LOWNE, B. Th., 1890: The Blow-fly. I. London.
- LUTZ, K. G., 1895: Das Bluten der Coccinelliden. Zool. Anz., **18**, 244-255.
- LYONET, P., 1760: Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule. La Haye.
- MALPIGHI, M., 1669: Dissertatio epistolica de Bombyce. Londini.
- MARCHAL, P., 1906: Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites, II: Les Platygasteres. Arch. Zool. expér., (4), **4**, 485-640.

- MAYER, A. G., 1896: The development of the wing scales and their pigment in butterflies and moths. *Bull. Mus. compar. Zool. Harvard Coll.*, **29**, 207-236.
- MECKEL, J. F., 1831: *System der vergleichenden Anatomie*, **5**, Halle.
- METALNIKOV, S., 1903: Beitrag zur Kenntniss der Anatomie der Raupe von *Galleria mellonella*. *Zool. Anz.*, **26**, 619-623.
- , 1907: Contribution à l'étude de l'immunité de la Mite des ruches d'Abeilles (*Galleria melonela*) vis-à-vis de l'infection tuberculeuse. *Arch. Scs biol. St-Petersb.*, **12**, 1907. Résumédans: *Zool. Zentralbl.*, **14**, 1907, 561-563.
- , 1908: Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*. *Arch. Zool. expér.*, (4), **8**, 489-588.
- , 1914: De la tuberculose chez les Insectes. *C. R. Soc. Biol.*, **76**, 95.
- , 1920a: Immunité de la chenille contre divers microbes. *Ibid.*, **83**, 119.
- , 1920b: Sur la digestion des Bacilles tuberculeux dans le corps des chenilles des Mites des Abeilles. *Ibid.*, **83**, 214.
- , 1920c: Immunité naturelle et acquise des chenilles de *Galleria mellonella*. *Ibid.*, **83**, 817.
- , 1920d: L'immunité naturelle et acquise chez la chenille de *Galleria mellonella*. *Ann. Inst. Past.*, **34**, 888-909.
- , 1921: Immunité naturelle et acquise chez la chenille de *Galleria mellonella*. *Ibid.*, **35**, 363-376.
- , 1922: Les changements des éléments du sang de la chenille (*Galleria mellonella*) pendant l'immunisation. *C. R. Soc. Biol.*, **86**, 350-352.
- , 1923: Rôle des anticorps dans l'immunité des chenilles. *Ann. Inst. Past.*, **37**, 528-536.
- , 1924: Phagocytose et réactions des cellules dans l'immunité. *Ibid.*, **38**, 787-826.
- , 1925: L'immunité des Mites des Abeilles (*Galleria mellonella*) contre la tuberculose pendant les stades larvaires et la métamorphose. *Ibid.*, **39**, 629-631.
- , 1927: L'infection microbienne et l'immunité chez *Galleria mellonella*. *Monogr. Inst. Past. Paris*.
- et V. CHORINE, 1926: Du rôle joué par les Hyménoptères dans l'infection de *Galleria mellonella*. *C. R. Ac. Sc.*, **182**, 729.
- et ———, 1928a: Maladies bactériennes chez les chenilles de la Pyrale du Mais (*Pyrausta nubilalis* Hübn.). *Ibid.*, **186**, 546.
- et ———, 1928b: Maladies microbiennes chez les Pyrales du Mais (*Pyrausta nubilalis* Hübn.). *Ann. Inst. Past.*, **42**, 1635-1660.
- et ———, 1930: Étude sur l'immunité naturelle et acquise des *Pyrausta nubilalis*. *Ibid.*, **44**, 273-297.
- et H. GASCHEN, 1921: Immunité et hypersensibilité chez la chenille. *C. R. Ac. Sc.*, **173**, 336.
- et ———, 1922: Immunité cellulaire et humorale chez la chenille. *Ann. Inst. Past.*, **36**, 233-252.
- et C. TOUMANOFF, 1928: Recherches expérimentales sur l'infection du *Pyrausta nubilalis* par des champignons entomophytes. *C. R. Soc. Biol.*, **98**, 583.
- et ———, 1930: Les cellules sanguines et la phagocytose chez les larves d'Abeilles. *Ibid.*, **103**, 965.

- METCHNIKOFF, E., 1883: Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arb. Zool. Inst. Wien, **5**, 141-168.
- , 1892: Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. Paris.
- , 1901: L'immunité dans les maladies infectieuses. Paris.
- MEYER, N. F., 1927: Über die Immunität einiger Raupen ihren Parasiten, den Schlupfwespen, gegenüber. Zeitschr. ang. Entomol., **12**, 376-384.
- MÜLLER, K., 1925: Über die korpuskulären Elemente der Blutflüssigkeit bei der erwachsenen Honigbiene (*Apis mellifica*). Diss. Tierärztl. Hochschule, Berlin.
- MUTTKOWSKI, R. A., 1923-1924: Studies on the blood of Insects. I: The composition of the blood. Bull. Brooklyn entomol. Soc., **18**, 127-136. II: The structural elements of the blood. Ibid., **19**, 4-19. III: The coagulation and clotting of Insect blood. Ibid., **19**, 128-144.
- NAEGELI, O., 1923: Blutkrankheiten und Blutdiagnostik. 4. Aufl., Berlin.
- NEWPORT, G., 1845: On the structure and development of the blood. Abstr. roy. Soc. London, **5**, 544. Ann. Mag. nat. Hist., **15**, 281.
- NICOLET, H., 1842: Recherches pour servir à l'histoire des Podures. Neue Denkschr. allg. Schweiz. Ges. ges. Naturwiss., **6**, 1-88.
- PAILLOT, A., 1918: *Perezia legeri*, nov. sp., Microsporidie nouvelle, parasite des chenilles de *Pieris brassicae*. C. R. Soc. Biol., **81**, 187.
- , 1919a: Contribution à l'étude des parasites microbiens des Insectes. Étude de *Bacillus hoplosternus* Paillot. Ann. Inst. Past., **33**, 403-419.
- , 1919b: Cytologie du sang des chenilles de Macrolépidoptères. C. R. Ac. Sc., **169**, 202.
- , 1919c: La karyokinétose, nouvelle réaction d'immunité naturelle observée chez les chenilles de Macrolépidoptères. Ibid., **169**, 396.
- , 1919d: La karyokinétose, faits nouveaux et considérations générales. Ibid., **169**, 740.
- , 1919e: Immunité naturelle chez les Insectes. Étude d'un cas d'immunité humorale. Ibid., **169**, 1122.
- , 1920a: Sur les oenocytoides et les tératocytes. Ibid., **171**, 192.
- , 1920b: L'immunité chez les Insectes. Ibid., **171**, 757.
- , 1920c: La phagocytose chez les Insectes. C. R. Soc. Biol., **83**, 425.
- , 1920d: Sur une réaction des micronucléocytes des chenilles de *Euproctis chrysorrhoea* contaminées par le *Bacillus melolonthae liquefaciens* γ. Ibid., **83**, 615.
- , 1920e: L'immunité acquise chez les Insectes. Ibid., **83**, 278.
- , 1923a: Les maladies bactériennes des Insectes. Thèse Paris.
- , 1923b: Sur une technique nouvelle permettant l'étude vitale du sang des Insectes. C. R. Soc. Biol., **88**, 1046.
- , 1923c: Sur une nouvelle flagellose d'Insecte et un processus d'infestation non encore décrit. C. R. Ac. Sc., **177**, 463.
- , 1924: Sur deux Bactéries parasites des larves de *Neurotoma nemoralis*. Ibid., **178**, 246.
- , 1928: Sur la biologie d'*Eulimneria crassifemur* Thoms., parasite de la Pyrale du Mais. C. R. Soc. Biol., **99**, 821.
- , 1930: Traité des maladies du Ver à soie. Paris.
- , 1933: L'infection chez les Insectes, immunité et symbiose. Trévoux.
- , 1934: Modifications cytologiques et organiques engendrées chez les Pucerons par les Hyménoptères parasites. C. R. Ac. Sc., **199**, 1450.

- PAILLOT, 1935: Nodules leucocytaires et processus réactionnels divers chez les Vers à soie infectés expérimentalement avec *Streptococcus bombycis*. Ibid., **200**, 963.
- et R. NOËL, 1928: Recherches histiophysiologiques sur les cellules péricardiales et les éléments du sang des larves d'Insectes. Bull. Histol. appliquée, **5**, 105-128.
- PANTEL, J., 1898: Le *Thrixion halidayanum* Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. La Cellule, **15**, 5-290.
- , 1910: Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I: Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique. Ibid., **26**, 25-216.
- et R. DE SINETY, 1919: Sur le nombre des stades postembryonnaires chez les Phasmides, leur fusion et leur redoublement. Tijdschr. Entomol., **62**, 1-29.
- PÉREZ, Ch., 1904a: Sur les sphères de granules dans la métamorphose des Muscides. C. R. Soc. Biol., **56**, 781.
- , 1904b: Digestion intracellulaire des sarcolytes dans l'histolyse nymphale des Muscides. Ibid., **56**, 992.
- , 1907: Amoeboïsme et pouvoir phagocytaire des sphères de granules chez les Muscides. Ibid., **62**, 1075.
- , 1910: Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides: *Calliphora erythrocephala* Mg. Arch. Zool. expér., (5), **4**, 1-274.
- POISSON, R., 1924: Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. Bull. biol. France Belg., **58**, 49-305.
- POYARKOFF, E., 1909: Rôle phagocytaire du corps gras chez la Galéruque de l'Orme pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol., **66**, 670.
- , 1910: Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (la Galéruque de l'Orme). Arch. Anat. micr., **12**, 333-474.
- RÉAUMUR, R. A. F. DE, 1734: Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, **1**.
- RIETRA, E., 1932: Iets over den bouw en de levenswijze van *Nemeritis canescens* Gravenhorst als interne parasiet van de larve van *Ephestia Kuehniella* Zeller. (avec résumé en allemand). Thèse Leiden.
- RÖSEL, A. J., 1749: Die monatlich-herausgegebenen Insecten-Belustigungen, **2**. Nürnberg.
- SCHÄFFER, C., 1889: Beiträge zur Histologie der Insekten. II: Über die Blutbildungsherde bei Insektenlarven. Zool. Jahrb., Abth. Anat. Ontog., **3**, 626-636.
- SCHULZ, F. N., 1925: Die Körpersäfte, Tracheaten, dans: WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie, **1**, 1. Hälfte, 747-812.
- SCHURE, P. S. J., 1935: The influence of the environment on the development of *Reticularia lycoperdon*. Bull. Rec. Trav. bot. néerl., **32**, 1-50.
- SERRES, M. DE, 1818-1819: Observations sur les usages du vaisseau dorsal. Mém. Mus. Hist. nat., **4** (1818), 149-192, 313-380; **5** (1819), 59-147.
- SHARP, L. W., 1926: Introduction to cytology. New York.
- SNODGRASS, R. E., 1935: Principles of Insect morphology. New York.
- STRICKLAND, E. H., 1930: Phagocytosis of internal Insect parasites. Nature, **126**, 95.
- ŠULC, KAREL, 1909: Zur Anatomie der Cocciden. Zool. Anz., **34**, 164-172.
- SUPINO, F., 1900: Osservazioni sopra fenomeni che avvengono durante lo



- sviluppo postembrionale della *Calliphora erythrocephala*. Bull. Soc. entomol. ital., **32**, 192-216.
- SUSSLOFF, S., 1906: Ueber die Phagocytose, die Excretionsorgane und das Herz einiger Insekten (Pterygota). (En russe). Trav. Soc. imp. Natural. St-Petersb., **35**, 77-128. Résumé dans: Zool. Zentralbl., **13** (1906), 689-692.
- SWAMMERDAM, J.: Bybel der natuure, of historie der Insecten. Édité par Boerhaave, 1737.
- TATEIWA, J., 1928: La formule leucocytaire du sang des chenilles normales et immunisées de *Galleria mellonella*. Ann. Inst. Past., **42**, 791-804.
- TEODORO, G., 1912: Ricerche sull'emolimfa dei Lecanini. Atti Accad. veneto-trent.-istriana, (3), **4**, 72-84.
- THOMPSON, W. R., 1913: La spécificité des parasites entomophages. C. R. Soc. Biol., **75**, 520, 559.
- , 1915a: The cuticula of Insects as a means of defence against parasites. Proc. Cambr. phil. Soc., **18**, 51-55.
- , 1915b: Les rapports entre les phagocytes et les parasites chez les Arthropodes. Bull. Soc. zool. France, **40**, 63-68.
- , 1930a: Entomophagous parasites and phagocytes. Nature, **125**, 167.
- , 1930b: Reaction of the phagocytes of Arthropods to their internal Insect parasites. Ibid., **125**, 565.
- THOMSON, A., 1836: Circulation, dans: TODD's Cyclopaedia of anatomy and physiology, **1**. London.
- TOUMANOFF, K., 1925a: La tuberculose expérimentale chez le Phasme *Dixipus morosus*. C. R. Soc. Biol., **92**, 14.
- , 1925b: L'accroissement pathologique des phagocytes de *Dixipus morosus* par suite d'injections de *Bacillus tumefaciens*. Ibid., **93**, 482.
- , 1927: Essais sur l'immunisation des Abeilles. C. R. Ac. Sc., **185**, 1078.
- TYRREL, J., 1835: On the circulation of the blood in Insects. Abstr. roy. Soc. London, 1835, 317.
- VERLOREN, M., 1847: Mémoire en réponse à la question suivante: Éclaircir par des observations nouvelles le phénomène de la circulation dans les Insectes. Mém. cour. Mém. Savants étr. Acad. roy. Belg., **19**, 1-96.
- VERSON, E., 1909: Zur Entwicklung des Rückengefäßes bei *Sericaria mori*. Zool. Anz., **34**, 313-316.
- VIALLANES, H., 1882: Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux. Ann. Sc. nat., Zool., (6), **14**, 1-348.
- VICHER, M., 1928: Contribution à l'étude de l'immunité chez l'Insecte. Thèse Montpellier.
- VOSSELER, J., 1903: Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens. Zool. Jahrb., Abth. f. Syst., **17**, 1-98.
- WAGNER, R., 1832: Beobachtungen über den Kreislauf des Blutes und den Bau des Rückengefäßes bei den Insecten. Isis, 1832, 320-331, 778-783.
- , 1836: Über Blutkörperchen bei Regenwürmern, Blutegeln und Dipterenlarven. Müllers Arch. Anat. Physiol., 1835, 311-314.
- WAGNER, W. A., 1890: Über die Form der körperlichen Elemente des Blutes bei Arthropoden, Würmern und Echinodermen. Biol. Zentralbl., **10**, 428.
- WEBER, H., 1933: Lehrbuch der Entomologie; Das Blut: 461-465. Jena.

- WEISMANN, A., 1864: Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Zeitschr. wiss. Zool., **14**, 187-336.
- WIELOWIEJSKI, H. v., 1886: Über das Blutgewebe der Insekten. Ibid., **43**, 512-536.
- ZAWARZIN, A., 1911: Histologische Studien über Insekten. I: Das Herz der *Aeschna*-larven. Ibid., **97**, 481-510.
- ZERNOFF, V., 1928: Sur la nature de l'immunité passive chez les chenilles de *Galleria mellonella*. C. R. Soc. Biol., **99**, 315.
- , 1930: L'immunité passive et la sérothérapie chez les Insectes (chenilles de *Galleria mellonella*). Ann. Inst. Past., **44**, 604-618.
- ZOTTA, G., 1921a: La granulation azurophile dans les leucocytes de *Carausius* (*Dixippus*) *morosus* et de la chenille de *Galleria mellonella*. C. R. Soc. Biol., **84**, 928.
- , 1921b: Sur la transmission expérimentale du *Leptomonas pyrrhoris* chez des Insectes divers. Ibid., **85**, 135.
- et C. JONESCU, 1929: Sur l'inversion de la formule leucocytaire dans l'inanition. Arch. roum. Pathol. expér. Microbiol., **2**, 275-290. Résumé dans: Zool. Ber., **27**, 1931.

## EXPLICATION DES PLANCHES

### Planche IV.

Figs 1-2: éléments cellulaires du sang de *Carausius morosus* Brunner dessinés d'après la vie.

Figs 1 a et b: leucocyte lentiforme.

Fig. 2: leucocyte en forme de corps de révolution.

Figs 3-15: éléments cellulaires du sang de *Carausius morosus* dessinés d'après des frottis minces fabriqués selon la méthode de Pappenheim.

Fig. 3: proleucocyte.

Fig. 4: macronucléocyte coloré au Giemsa pendant 15 min. seulement.

Fig. 5: macronucléocyte à granulation de la première forme.

Fig. 6: macronucléocyte à granulation de la deuxième forme.

Figs 7-9: macronucléocytes en état de division indirecte.

Fig. 10: micronucléocyte fusiforme.

Figs 11-12: leucocytes granuleux.

Fig. 13: forme intermédiaire entre un macronucléocyte, un micronucléocyte et un leucocyte granuleux.

Fig. 14: oenocytoïde.

Fig. 15: leucocyte en dégénérescence.

Figs 16-17: éléments cellulaires du sang de la larve de *Calliphora erythrocephala* Mg. dessinés d'après la vie.

Fig. 16: cellule sphérique à granulation.

Fig. 17: cellules aplaties montrant le noyau et le nucléole.

Figs 18-25: éléments cellulaires du sang de la larve de *Calliphora erythrocephala* dessinés d'après des frottis minces fabriqués selon la méthode de Pappenheim.

Fig. 18: leucocyte du 1<sup>o</sup> type.

Figs 19-20: leucocytes du 1<sup>o</sup> type en état de division.

Figs 21: leucocyte du 2<sup>o</sup> type.



Fig. 22: forme intermédiaire entre le 1<sup>0</sup> et la 2<sup>0</sup> type.

Fig. 23: oenocytoïde.

Fig. 24: cellule trouvée dans le sang représentant peut-être un adipocyte tout jeune.

Fig. 25: cellule écoulée à contour vague (v.s., pag. 480).

#### Planche V.

Fig. 26: disposition du pantographe modifié spécialement pour dessiner des préparations microscopiques:

*a*: boîte contenant une petite lampe, *b*: crayon.

Fig. 27: champ de cellules en division dans une culture in vivo de leucocytes de *Saperda carcharias* L.; en haut: noyau pyknotique; à peu près au centre: noyau en anaphase; en bas à gauche: figure de karyokinèse irrégulière; coloration à l'hématoxyline ferrique.

Figs 28-31: éléments cellulaires de *Carausius morosus* pendant la phagocytose, dessinés d'après des frottis fabriqués selon la méthode de Pappenheim.

Fig. 28: 30 min. après injection; les particules de Norit se sont attachés à un macronucléocyte seulement.

Fig. 29: 12 heures après injection; leucocyte ayant phagocyté et se trouvant en état de dégénérescence avancée.

Fig. 30: 12 heures après injection; macronucléocyte d'aspect sain ayant phagocyté.

Fig. 31: 5 heures après injection; plasmode, dans la masse cytoplasmique duquel sont situées des particules de Norit.

#### Planche VI.

Figs 32-34: réactions des leucocytes de *Carausius morosus* dessinés d'après des coupes fixées à l'alcool-éther, colorées au Giemsa.

Fig. 32: 104 jours après injection; agglomération de leucocytes entre l'hypoderme et le corps adipeux; les cellules ne se sont pas fusionnées, mais elles sont nettement délimitées; les particules sont situées dans les leucocytes aussi bien que dans le stroma.

*c*: cuticule, *ca*: lobes du corps adipeux, *h*: hypoderme, *l*: couche de leucocytes agglomérés.

Fig. 33: 28 jours après injection; nodule leucocytaire d'une structure solide contenant deux nodules primitifs; *t*: tronc trachéen latéral.

Fig. 34: 28 jours après injection; nodule leucocytaire d'une structure plus détachée que le précédent; au centre seulement se présente une petite partie qui montre plus de ressemblance avec le nodule représenté dans la fig. 33.

*h*: hypoderme, *l*: leucocyte ayant phagocyté, qui s'est placé contre l'hypoderme, *m*: muscles.

